REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE 567
Tome 79, fasc. 2, nº 18: 567-612 — Septembre 1972

Zur stammesgeschichtlichen Veraenderung der *Eutheria*-Ontogenesen

Versuch einer Übersicht aufgrund vergleichend morphologischer Studien an *Marsupialia* und *Eutheria*

von

Fabiola MÜLLER
Institut für Anatomie und spezielle Embryologie
Freiburg i. Ue. (Schweiz)

Mit 10 Abbildungen und 10 Tabellen

3. TEIL

ZEITLICHE ASPEKTE IN DER EVOLUTION DER ONTOGENESETYPEN

INHALT

Der Embryologe kann der Versuchung erliegen, sich dermassen auf die Gestaltentwicklung der Lebewesen zu konzentrieren, dass er darob ihre zeitliche Dimension völlig vernachlässigt. Dies geschieht wohl nicht zuletzt deshalb, weil zu den sehr ausgedehnten Zeiträumen der Paläontologen vom rezenten Material her eine konkrete Beziehung nicht ohne weiteres zu finden ist. Erst bei genauerem Zusehen ergibt es sich, dass in den Ontogenesezeiten rezenter Formen Möglichkeiten zur Rekonstruktion evolutiver zeitlicher Zusammenhänge vorliegen. Die Säuger vorab sind Lebewesen, deren Gestaltabwandlung ohne Berücksichtigung der zeitlichen Dimension auf den ersten Blick recht rätselhaft erscheint, umfasst sie doch die Aufeinanderfolge verschiedenster Ontogenesetypen: die Evolution eines extremen Nesthockers primitivster *Mammalia (Monotremata, Marsupialia)* aus Ahnen mit Nestflüchtern *(Reptilia)*, seine Weiterentwicklung zum sekundären Nestflüchter bei den *Eutheria* und schliesslich die Umgestaltung zu einer Geburtsform, die wieder Merkmale von Nesthockern aufweist *(Primates)*. Wir werden sehen, dass bei Betrachtung der ontogenetischen Zeitverhältnisse sich Zusammenhänge jedoch sehr wohl erschliessen.

Die Aufstellung ontogenetischer Zeitpläne wird mit Hilfe der im 1. und 2. Teil vorgestellten Entwicklungsstadien möglich. Ein Vergleich ihrer Besonderheiten lässt erkennen, warum und in welcher Weise Zeitänderungen bei der Evolution der O-Typen stattfinden. Das Material, auf das wir uns hier stützen können müssten, wären Ontogenesen, die in ihrem Verlauf auch zeitlich genau bekannt und bereits beschrieben vorlägen. Nun müssen wir aber froh sein, wenn heute dank ungezählter Einzelarbeiten, umfassend in Asdell (1964) zusammengestellt, wenigstens die Tragzeiten vieler Formen bekannt sind. Der für uns wichtige

Zeitpunkt des Augenöffnens wird oft nur zufällig und leider meist nur für wenige Fälle erwähnt; zum Zeitpunkt des Lidverschlusses stehen noch weniger Angaben zur Verfügung. Die Dokumentation ist also dürftig. Möglicherweise führt aber eben der vorliegende und erste Versuch, im Aufstellen und Vergleichen der Zeitpläne zu neuen Gesichtspunkten für die Evolution der *Eutheria* zu kommen dazu, dass der Datierung von prae- und postnatalen Säugerstadien vermehrte Aufmerksamkeit gezollt wird.

I. ZEITPLÄNE UND IHRE VERÄNDERUNGEN

1. *Zeitpläne primitiver Eutheria mit rascher Entwicklungsgeschwindigkeit*

Wir erhalten den ontogenetischen Zeitplan durch Aufgliederung der bis zum Erreichen des Nestflüchterstatus sich erstreckenden Ontogenesedauer in Entwicklungsabschnitte, während welchen bei verschiedenen Eutheria die im 1. und 2. Teil beschriebenen je übereinstimmenden Differenzierungsstadien realisiert werden. Um den charakteristischen Zeitplan einer primitiven Form zu erhalten, kann nicht von jedem beliebigen niedrig cerebralisierten Säuger ausgegangen werden. Es kommen für eine Analyse jene Vertreter in Frage, die zeitlich ursprüngliche Verhältnisse bewahrt haben dürften; das sind m.E. *Eutheria* mit rascher Entwicklungsgeschwindigkeit d.i. kürzest möglicher Ontogenesedauer (diese Auffassung wird S. 600 begründet). Zu ihnen gehören zum Beispiel *Mesocricetus auratus*, *Rattus norvegicus*, *Mus musculus* und *Acomys cahirinus*, Säuger, deren Ontogenesen auch in zeitlicher Hinsicht durch Normentafeln bereits gut belegt sind.

Tabelle 1 zeigt uns die Aufgliederung der Individualentwicklung dieser Formen im Vergleich mit dem Beutler *Didelphis virginiana.* Periode 2 (Dauer bis VF ohne Implantationszeit) reicht bis Lidverschluss; Periode 5 erstreckt sich von der Malleusablösung bis zur vollständigen Anlage der Knochenkerne. Es ergibt der Vergleich, dass *Mesocricetus auratus*, *Mus musculus*, *Rattus norvegicus* und *Acomys cahirinus* sich durch recht ähnliche Zeitpläne auszeichnen (vergl. auch Abb. 6) Verschieden ist vor allem der Anteil des intrauterin ablaufenden zum postnatal sich vollziehenden Entwicklungsgeschehens; entsprechend der unterschiedlichen Tragzeit wird bei Geburt ein je anderer Gestalt- und eventuell Ontogenesetypus realisiert: *Mesocricetus* und *Rattus* kommen nach 16 und 21 Tagen mit dem Merkmalskorrelat Eu-NH, *Acomys cahirinus* nach 38 Tagen mit abgeschlossener Ossifikation und *Mus musculus* nach 19 ET mit einem vor MAB liegenden Gestaltstadium zur Welt. *Mesocricetus*, *Rattus* und *Mus* sind Nesthocker,

TABELLE 1

Zeitpläne primitiver Eutheria mit rascher Entwicklungsgeschwindigkeit im Vergleich mit den Zeitverhältnissen bei Didelphis virginiana

	Periode 2	Stadium VF	Periode 3	Stadium Eu-NH	Periode 4	Stadium MAB	Periode 5	Alle Os kationsk vorhan
a. *Didelphis virginiana*	> 8¾	> 12¾	≧ 18	≧ 21	≦ 24	45	45	90
b. *Mesocricetus auratus*	9¼	13¼	2¾	**16**	3	19	13	32
c. *Mus musculus*	10	14½	< 4½	< 10	**19** > 5½	24½	4½/7½	29/3
d. *Rattus norvegicus*	11½	17½	3½	**21**	4	25	13/14	38/3
e. *Acomys cahirinus*	≦ 17½	≦ 23½	≧ 4	27½	3	30½	7½	**38**

Die in die Tabelle nicht eingetragene Periode 1 erstreckt sich bis zur Entodermbildung und beträgt für a 4 ET n. McCRADY (1938), für b 4 ET n. GRAVES (1945), für c 4½ ET n. WITSCHI (1962), für d 6 ET n. SELENKA (zit. n. SCOTT, 1937), 5½ ET n. GRAVES (1945), für e 6 ET n. RUCH (1967).

Die Datierung der aufgeführten Gestaltstadien erfolgt nach eigenem Material und n. Angaben folgender Autoren: a. McCRADY (1938), McCLAIN (1939), NESSLINGER (1956); b. BOYER (1953), CURGY (1965), c. OTIS und BRENT (1954), WITSCHI (1962); d. HENNEBERG (1937), MARTIN (1963), WITSCHI (1962); e. DIETERLEN (1963).

Die fettgedruckten Ziffern geben den Geburtszeitpunkt und damit die Dauer der intrauterin erfolgenden Differenzierungsperiode an.

Acomys cahirinus wird als Nestflüchter geboren. Eine sukzessiv länger werdende Tragdauer durch Addition kleiner Zuwachszeiten (= additive Tragzeitverlängerung) bringt damit ohne Veränderung des gegebenen Zeitplans eine allmähliche Verschiebung des Geburtsmoments (fette Zahlen in Tab. 1) und schliesslich die Evolution des Nesthockers zum Nestflüchter mit sich. Die zum Vergleich aufgeführte *Didelphis virginiana* kommt nach 12¾ ET und mit primitiverer Organisation zur Welt, als sie die VF-Stadien der *Eutheria* intrauterin realisieren.

Fassen wir die gesamte Phylogenese des Eutheria-O-Typus anhand der oben dokumentierten Formen ins Auge, so ergibt sich — unter Berücksichtigung der Hypothese von einer Geburt der *Proto-Eutheria* in VF — der in Abbildung 1 schematisch dargestellte Ablauf. Von Stadium VF mit Geburt bei eben vollzogenem Lidverschluss ausgehend, wird der Fetus mit immer fortgeschrittenerer Gestaltstufe, aber solange als Nesthocker geboren, als die Augen geschlossen sind. Der Schritt zum Nestflüchter geschieht dort, wo die Tragzeitverlängerung eine Entwicklungsdauer schafft, die zur Ausbildung eines Neonaten mit offenen Augen eben ausreicht.

Bei den besprochenen Beispielen handelt es sich durchwegs um *Eutheria*, welche die Augen bei fortgeschrittenem Gestaltzustand öffnen. Nun haben wir in Teil 1 anlässlich der kurzen Besprechung der MAB-Nestflüchter bereits gesehen, dass die Lösung des Lidverschlusses ausser diesem späten auch sehr frühen Ge-

staltstadien zugeordnet sein kann. Gestalt- und Hirnentwicklung folgen hier je verschiedenen Zeitplänen, und es geschieht entsprechend die Evolution zum Nest-

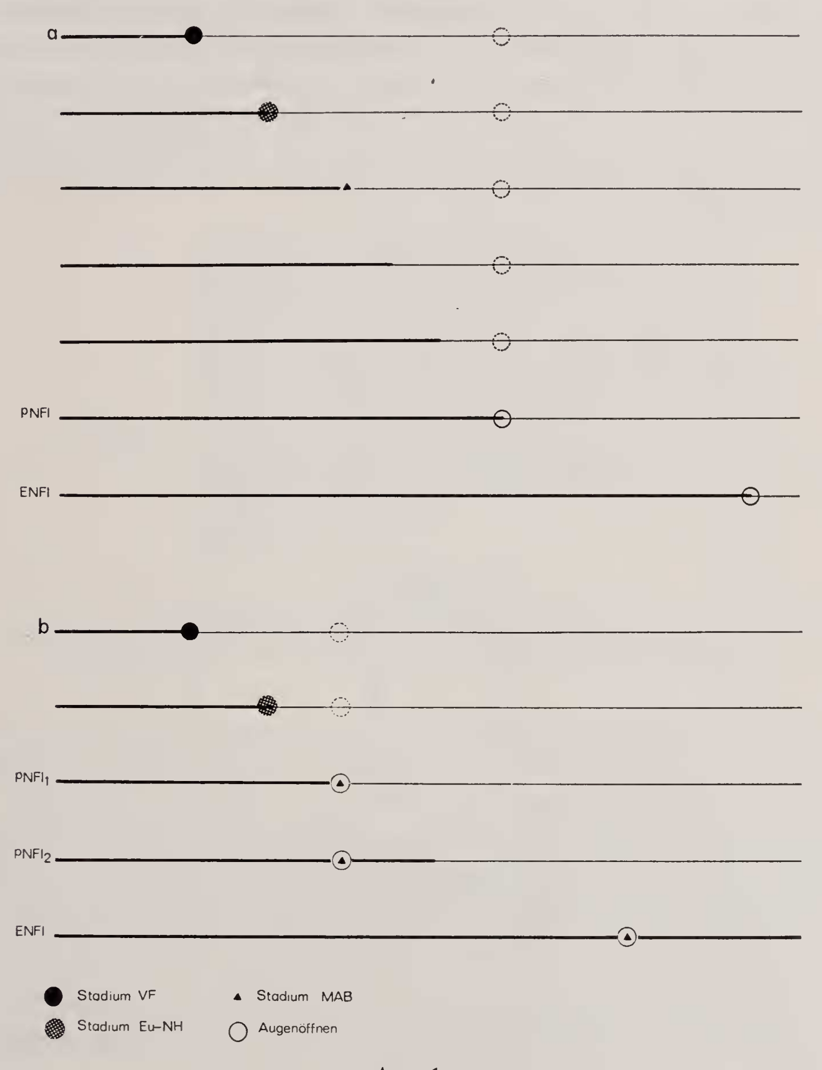


ABB. 1.

Evolution zum primitiven Eu-Nestflüchter (PNFl).
a: Sukzessive Verschiebung des Geburtsmomentes durch Tragzeitverlängerung bei einem Säuger mit spät b: bei einem Säuger mit früh in der Ontogenese sich vollziehendem Augenöffnen. ENFl evoluierter Nestflüchter.
In diesen und in allen folgenden ähnlichen Abbildungen bedeutet die stark ausgezogene Strecke intrauterine Entwicklungszeit, ihr Endpunkt Geburt.

flüchter unterschiedlich. Erfolgt Tragzeitverlängerung bei einem Nesthocker, der die Augen postnatal bei noch wenig ossifiziertem Skelett öffnet (Abb. 1 *b*), re-

sultiert ein Eu-Nestflüchter von dürftigerer Geburtsgestalt *(Lepus europaeus)* als wenn sie bei einer Form geschieht, die beim Lidöffnen ein schon stark verknöchertes Skelett aufweist *(Acomys cahirinus)*. Weitere Unterschiede betreffen die Zeit (Abb. 2). Der erste der beiden Nesthocker erreicht den Nestflüchterstatus nach geringerer Tragzeitverlängerung (pTv) und mithin nach weniger stammesgeschichtlicher Dauer als der zweite (übereinstimmende Geschwindigkeit für die Gestaltdifferenzierung vorausgesetzt). Der erste der so zum primitiven Eu-Nestflüchter gewordenen Säuger gewinnt auf diese Weise gleichsam einen Vorsprung für seine weitere Evolution.

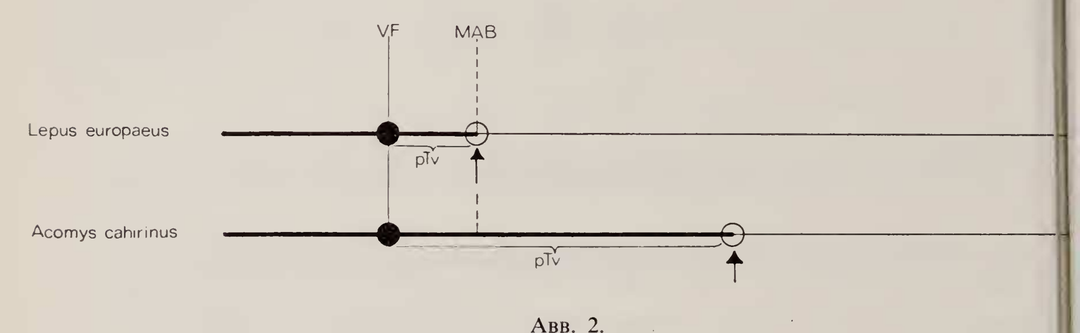


ABB. 2.

Evolutionsvorsprung der MAB-Nestflüchter.
Säuger vom *Lepus* (MAB)-Typus brauchen zum Erreichen des Nestflüchterstatus weniger ausgedehnte Tragzeitverlängerung (pTv) als solche vom *Acomys*-Typus.

Um die Bedeutung dieser Situation zu unterstreichen, lege ich ein weiteres Schema vor (Abb. 3). Wir fassen vier *Eutheria*-Nesthocker ins Auge, und denken uns 1 als Vorfahren von Nestflüchtern des *Lepus*-Typus, 4 als Ahnenform von Nestflüchtern des *Acomys*-Typus. *Eutheria* des Typus 1 erreichen die Nestflüchterstufe (o) nach weniger stammesgeschichtlicher Dauer als jene des Typus 4. Bei gleichlanger Evolutionsspanne bleiben nach dem Erreichen des Status des primitiven Nestflüchters für die Massenvergrösserung des Gehirns je verschiedene Zeiträume zur Verfügung, der evoluierte Eu-Nestflüchter 1′ kann höhere TI erreicht haben als 4′. Dass unser Schema den Verhältnissen konkreter Formen gerecht wird, dokumentieren die *Cetacea*, *Proboscidea* und die *Simiae* (Tab. 10).

2. *Verschiebung des Schlüpf- und Geburtszeitpunktes bei Sauropsida und Proto-Eutheria und ihre Bedeutung*

Ich habe als Ausgangssituation für die Stammesgeschichte der O-Typen innerhalb der *Eutheria* im 1. Teil sowie in einer früheren Arbeit (MÜLLER, 1969 *a*) extreme Nesthocker von *Proto-Eutheria* postuliert; bei den *Marsupialia* sehen wir diesen O-Typus sogar noch bei rezenten Formen vorliegen. Wie kann dieser recht

dürftig ausgestaltete Nesthocker aus dem Nestflüchter der Reptil-Stammformen hergeleitet werden? Welches sind die Umgestaltungen, die sich beim Übergang von den *Reptilia* zu den *Mammalia* vollzogen haben und die ebenso tiefgreifend sein dürften wie die Evolution des SKG, des behaarten Integuments und der Homoiothermie, ging es doch um Veränderungen, die in Zusammenhang mit dem Erwerb der Viviparität zu sehen sind?

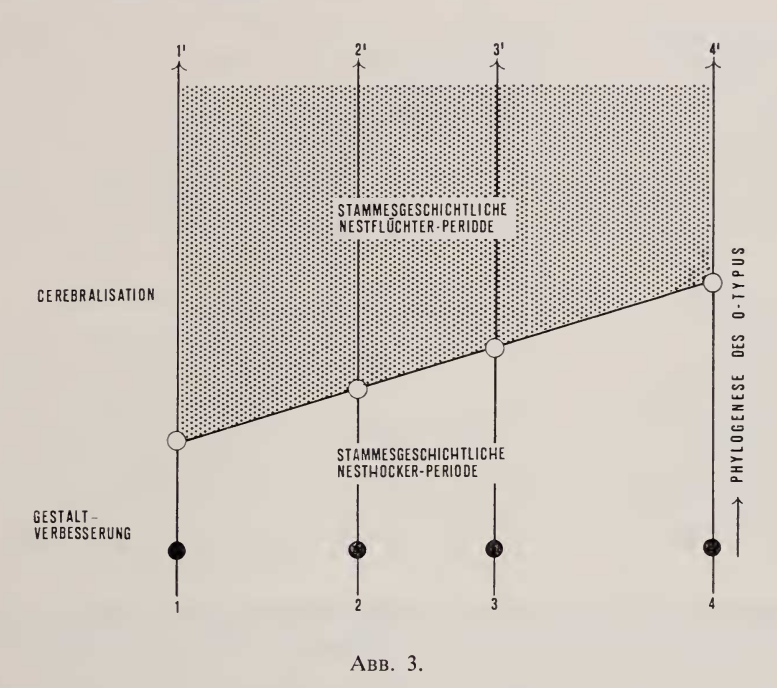


ABB. 3.

Stammesgeschichtliche Bedeutung des Verhältnisses von Hirn- und Gestaltentwicklung. Vorfahren ● vom *Lepus*-Typus (1) erreichen den Nestflüchterstatus (d.h. Augenöffnen unmittelbar bei Geburt) nach weniger Tragzeitverlängerung als solche vom *Acomys*-Typus (4). Bei übereinstimmender Evolutionsdauer können die Nestflüchter 1′ höhere Cerebralisationsstufen erreichen als die Nestflüchter 4′ sowie die intermediären Fälle 3′ und 2′.

Da der Übergang durch rezente Formen nicht belegt ist, wird es umso notwendiger, mit Hilfe der ontogenetisch noch realisierten Rekapitulationen, die auch Zeitabläufe betreffen können, mindestens hypothetisch einige Aussagen zu versuchen. Wir können mit guten Gründen annehmen, dass sich dabei Veränderungen vollzogen haben, wie sie analog bei den Vögeln, und hier durch rezente Formen belegt, vorgekommen sind. Für diese Gruppe hat PORTMANN schon 1935 auf die Verkürzung der Brutzeit hingewiesen, die beim Übergang vom Nestflüchter- zum Nesthockertypus stattgefunden hat. Wir fragen nach ihrer möglichen Bedeutung und suchen anhand des Vogel-Modells bei den Säugern nach Indizien, die für ähnliche Zeitänderungen im Entwicklungsprogramm sprechen könnten.

TABELLE 2

Brut- und Tragzeiten

	REPTILIA NF1	AVES 1 NF1	AVES 2 Nh	MARSU-PIALIA Nh	EUTHE-RIA 1 Nh	EUTHE-RIA 2 NF1
Chelydra serpentina Y	63 bei 30°					
Lacerta viridis S	43/45 bei 30½/31°					
L. muralis S	30/32 bei 30½/31°					
L. sicula S	um 30 bei 30½/31°					
Crocodylus niloticus V	um 70					
Dromaeus ST		56/58				
Struthio ST		42				
Larus ridibundus Sch		23½				
L. canus Sch		24½				
Gallus domesticus Sch		20½				
Columba oenas K			16/18			
Turdus merula ST			15			
Phoenicurus ST			14			
Troglodytes ST			14/16			
Passer domesticus ST			12/13			
Turdus iliacus T			12			
Dendrocopus major R			10			
Jynx torquilla R			9/10			
Dasyurus quoll H				12		
Didelphis virginiana Cr				12¾		
Mesocricetus auratus B					16	
Lepus americanus G						36

Autorenhinweise: B: BOYER (1953); Cr: MCCRADY (1938); G: GRANGE (1932); H: HILL und HILL (1955); K: KÖNIG (1968); R: RUGE (i. Druck); Sch: SCHUMACHER (1967); S: SENN (unveröffentlicht); ST: STARCK (1965); T: TYRVAINEN (1969); V: VOELTZKOW (1902); Y: YNTEMA (1967). NF1: Nestflüchter, Nh: Nesthocker.

a. *Verkürzung der Brutzeit*

In Tabelle 2 ist der Abfall der Brutzeiten von 30/40 bei den *Sauropsida*-Nestflüchtern zu Werten von 15/10 Tagen bei den Vogel-Nesthockern deutlich dokumentiert. Bei Beibehaltung der Entwicklungsgeschwindigkeit hat die Verkürzung zur Folge, dass der Schlüpfzustand je primitiver wird, wobei jetzt nicht gefragt werden kann, bis zu welcher unteren Grenze sie laufen mag und ob eventuell einer Abkürzung der Brutdauer eine Entstehung spezieller Strukturen vorausgehe, welche ein früheres Schlüpfen vorbereiten müssten. Bei rezenten Vögeln sind die niedrigsten bis heute bekannten Werte 9/10 Tage (*Jynx torquilla*, *Dendrocopus major* n. RUGE, i. Vorbereitung); möglicherweise ist dies eine Mindestdauer, die nicht mehr unterschritten wird.

Eine ähnliche Verkürzung ist auf dem Weg von Vor-Säuger-Nestflüchtern zu Säuger-Nesthockern anzunehmen. Das Ergebnis einer derartigen Zeitänderung

ist nämlich bei jenen primitivsten *Marsupialia* anzutreffen, die gleichzeitig mit Schalenmembran und Eizahnrudiment noch deutliche Anzeichen an eine ovipare Vorfahrenstufe aufweisen (ausführlich MÜLLER, 1969 *a*). Betrachten wir Ontogenese-Zeiten der *Lacertilia* mit 30/45 Tagen als durchschnittliche und eventuell auch für die Ahnen der Säuger repräsentative Brutdauern der *Reptilia*, so ist anzunehmen, dass bis zur Erreichung von Werten, wie wir sie bei ursprünglich gebliebenen Beutlern mit 12/11 Tagen vorfinden, beträchtliche Verkürzungen stattgefunden haben. Sodann findet sich bei den *Monotremata* eine Art Übergangssituation, indem sie bezüglich ihrer noch oviparen Fortpflanzungsweise direkt an die *Reptilia* anzuschliessen scheinen; hingegen sind sie bezüglich ihres O-Typus, der bereits die Abwandlung zum Nesthocker realisiert hat, den Vogel-Nesthockern vergleichbar. Hinsichtlich der Entwicklungsdauer liegen meines Erachtens nicht mehr ursprüngliche Verhältnisse vor, es kommt ihnen in dieser Beziehung Modellcharakter nicht zu.

Die Entwicklungsdauer bei *Ornithorhynchus* mit 26/28 Tagen stellt wahrscheinlich eine durch Dehnung veränderte Situation dar (s. Dehnungsformen S. 584 f). Ausgehend von den Verhältnissen bei rezenten *Eutheria* und *Marsupialia* komme ich zur Auffassung, dass evoluierende Formen rasche individuelle Entwicklungsgeschwindigkeiten aufweisen. Gemessen an den Zeit- und Geburtsverhältnissen bei primitivsten Beutlern konnten die ursprünglichen und direkt aus oviparen Reptilvorstufen hervorgegangenen *Monotremata* die Entwicklung im Ei nach 10/12 Tagen abgeschlossen haben. Möglicherweise hat eben diese bei rezenten *Monotremata* gegenüber Vorfahrenformen verlangsamte Entwicklungsgeschwindigkeit als Evolutionsbremse gewirkt.

Bei den Beutlern finden sich folgende intrauterine Entwicklungsdauern, die an die kurzen Brutzeiten der obenerwähnten Vogel-Nesthocker erinnen. *Dasyurus quoll* wird nach Angaben von HILL und HILL (1955) nach etwa 12 Tagen geboren; *Didelphis virginiana* mit 12¾ Tagen Tragzeit steht diesen Verhältnissen sehr nahe. Es wird bei der Beutelratte während dieser Zeit eine Körpergrundorganisation erreicht, welche jener eines Schlüpflings von *Jynx torquilla* nach 9/10 Tagen Entwicklungsdauer entspricht (MÜLLER, 1969 *a*). Auch die in Teil 1 besprochenen hypothetischen Start-Tragzeiten der *Proto-Eutheria* von 13¼/17½ Tagen ermöglichen einen zeitlichen Anschluss an ovipare Vorfahren, die Brutzeiten analog jenen von rezenten Vogel-Nesthockern aufweisen konnten.

b. *Verlängerung der Entwicklungszeit: Evolution der Tragzeit*

Bei Vogel- und Reptil-Nestflüchtern wäre eine Verlängerung der vor dem Schlüpfen liegenden Entwicklungsdauer bei Beibehaltung der Entwicklungsgeschwindigkeit nicht sinnvoll, weil diese Formen bei Schlüpftermin bereits ausdifferenziert sind.

Es sind in diesen Gruppen zum Teil zwar sehr lange Brutdauern festgestellt worden, doch sind sie von einer Verlangsamung der Entwicklungsprozesse begleitet.

Die *Crocodilia* mit 70 und mehr Tagen Brutzeit dürften einen derartigen Fall darstellen. Vergleichbare Entwicklungsdaten sind für die *Reptilia* schwierig zu beschaffen, weil je Umgebungstemperatur sehr verschiedene Dauern vorliegen können.

Bei Vogel-Nesthockern würde Verlängerung der Entwicklungsdauer im Ei eine Umkehrung des unter a besprochenen Verkürzungsprozesses bedeuten. Sie ist kaum sinnvoll. Bei Säugerahnen-Nesthockern mit beutlerähnlichen Zeitverhältnissen oder bei *Marsupialia*-Nesthockern hingegen bekommt Verlängerung deshalb Bedeutung, weil sich bei ihnen im Unterschied zu den Vögeln vorausgehend die vivipare Fortpflanzungsweise entwickelt hat. Es spricht vieles dafür, dass die bei Säuger-Vorfahren vorkommende und zu *Marsupialia*-Verhältnissen führende Verkürzung deshalb stattfindet, um derart kurze Entwicklungsdauern herbeizuführen, dass ein Ei im Ovidukt und später im Uterus zurückbehalten werden und dass hierauf nach Um- und Abbau der Eischale ein erster fetomaterner Kontakt sich entwickeln kann.

Gegenüber derartigen Verkürzungen im Falle der *Marsupialia*-Vorfahren auf 12 ET und im Falle der *Proto-Eutheria* auf eventuell 13/16 Tage haben zwar nicht die Beutler, wohl aber die *Eutheria*-Nesthocker fast durchwegs eine erste Tragzeitverlängerung durchgemacht. Erreicht die Verlängerung ein genügendes Ausmass, so werden Nestflüchter mit abgeschlossener Gestalt- und recht fortgeschrittener Hirnentwicklung geboren.

Bei Säuger-Nestflüchtern ist weitere Tragzeitverlängerung deshalb wichtig, weil hier im Unterschied zu den Reptilien die phylogenetische Vergrösserung des Gehirns ganz neue Zeitanforderungen stellt. Wir können pauschal und vorläufig sagen: je mehr Hirnmasse entstehen soll, desto längere Entwicklungsdauer wird erforderlich. Die ausgedehntere Hirndifferenzierung kann aber nicht einfach in die postnatale Periode verlagert werden, sodass die Tragzeit als solche von der Veränderung gar nicht berührt würde. Die Blockierung der Mutter durch die Sorge um eine lange hilflos bleibende Nachkommenschaft und die Gefährdung der Jungen selbst würden auf diese Weise die Erhaltung der Art allzu sehr in Frage stellen. Höhere Cerebralisation scheint infolgedessen an die Evolution der Viviparität mit der Möglichkeit verlängerbarer Tragzeiten gebunden.

Wir überblicken die besprochenen zeitlichen Änderungen in Abbildung 4 und stellen zusammenfassend fest: Verkürzung der Entwicklungsperiode vor dem Schlüpfen geschah bei Vogelnestflüchtern und bei Säugervorfahren, Verlängerung vor Geburt bei den viviparen Säugern. Die in der Stammesgeschichte der *Mammalia* beim Übergang aus der Reptilstufe erfolgende und recht merkwürdig anmutende Zwischenschaltung kurzer Entwicklungsdauern scheint mir in Ausrichtung auf eine Evolution zu lebendgebärenden Formen verständlich. Die Genese von Nesthockern tritt als Begleiterscheinung der Verkürzung auf.

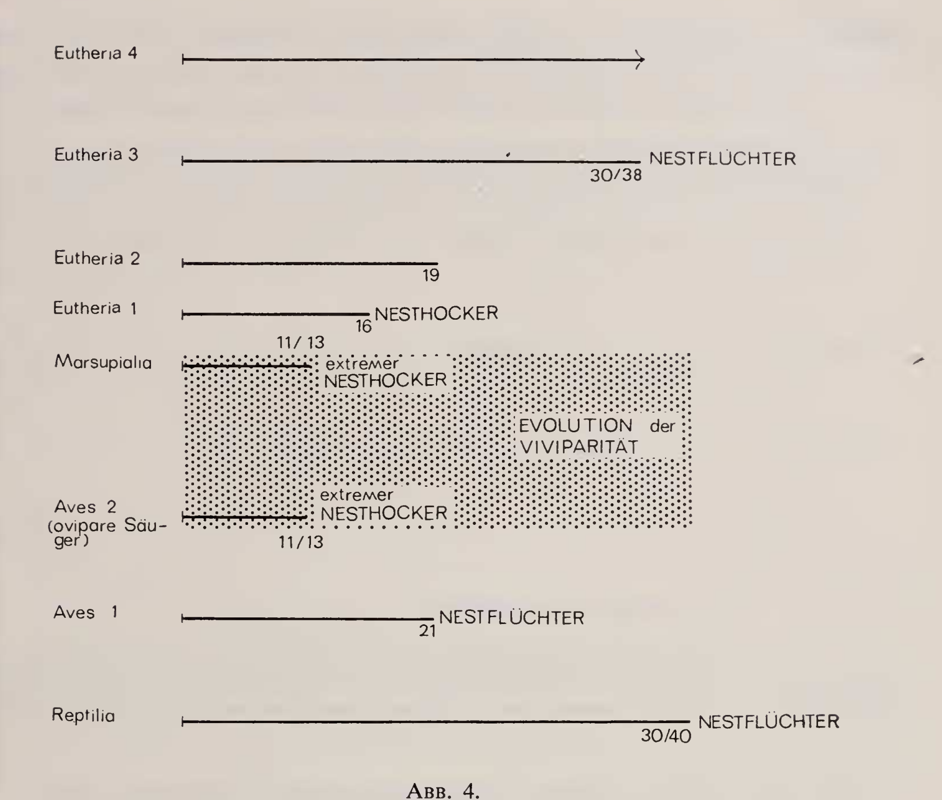


Abb. 4.

Verkürzung der Brutzeit bei *Sauropsida*, Evolution der Tragzeit bei den *Mammalia*. Im Übergangsfeld von den Reptilien zu den Säugern entwickelt sich der vivipare Fortpflanzungsmodus. Die sehr kurzen Tragzeiten der *Marsupialia* stimmen mit den Brutdauern der Vogelnesthocker (und hypothetisch postulierbarer *Proto-Mammalia*) überein. (Nähere Angaben zu den absoluten Werten s. Tab. 2).

3. *Änderung des Zeitplans primitiver Formen nach Erreichen des Nestflüchter-Status*

Wir haben aufgrund des Vergleichs der Zeitpläne und Geburtszeitpunkte niedrig cerebralisierter *Eutheria* die Feststellung gemacht, dass die Evolution zum primitiven Nestflüchter dank einer sukzessiv und in kleinen Schritten sich vollziehenden additiven Tragzeitverlängerung zustande kommt. Läuft dieser Modus des Anfügens von intrauteriner Zeit noch etwas weiter, so geschieht das Augenöffnen nicht mehr unmittelbar bei Geburt, sondern intrauterin (Abb. 5 *b*). Die meisten mir bekannten Nestflüchter lassen aus ihrer Rezent-Situation auf ein kurzes Weiterlaufen der additiven Verlängerung nach dem Erreichen des primitiven Nestflüchter-Status schliessen. *Eutheria*, die unmittelbar nach der Evolution zum primitiven Eu-Nestflüchter den Modus der im folgenden Abschnitt be-

sprochenen multiplikativen Tragzeitverlängerung realisieren, sind daran zu erkennen, dass sie das Augenöffnen weiterhin bei Geburt vollziehen. Es gehören u.a. zu ihnen *Galago senegalensis*, *Nasua rufa*, *Perodictius potto* (Abb. 5 *a*).

Ich mache bei diesem Versuch, für evoluierte *Eutheria*-Nestflüchter die primitive Nestflüchter-Situation zu rekonstruieren die Annahme, der Zeitpunkt des Augenöffnens, wie er sich beim unmittelbaren Übergang zum Nestflüchter findet, bleibe in der weiteren stammesgeschichtlichen Entwicklung stets derselben Gestaltstufe zugeordnet.

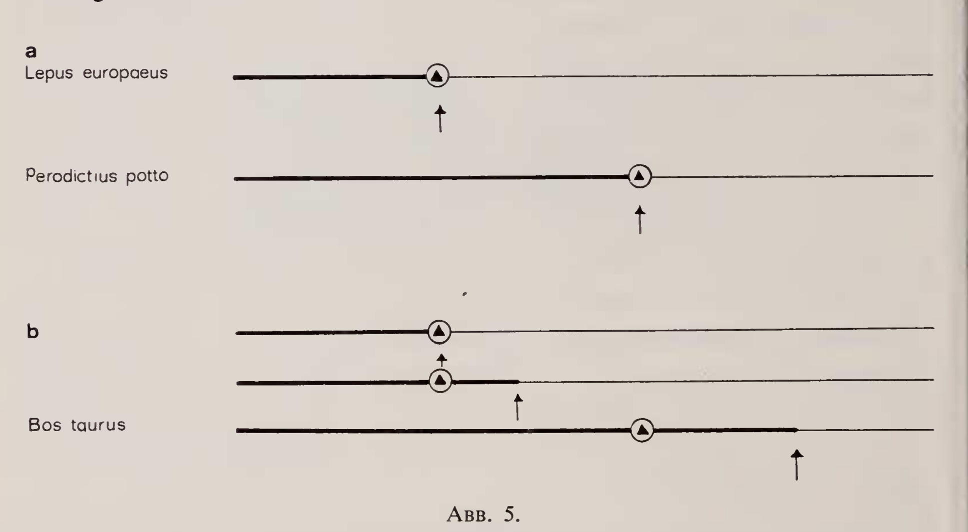


ABB. 5.

Veränderung des Zeitplans primitiver Eu-Nestflüchter.
a: Sofortiges Einsetzen einer multiplikativen Tragzeitverlängerung. b: Kurzes Weiterlaufen der additiven und erst nachher Verlängerung durch den multiplikativen Modus. Im ersten Fall erfolgt das Augenöffnen weiterhin bei Geburt, im zweiten wird es zum intrauterinen Ereignis.

4. *Änderung der Ontogenese-Zeitpläne beim Fortschritt zu höherer Cerebralisation*

Was bei der Evolution zum höher cerebralisierten Säuger geschieht, zeigt Abbildung 6 in erster Übersicht. Während der Zeitplan der Gestaltprozesse der niedrig cerebralisierten Nesthocker beim Fortschritt zum Nestflüchter beibehalten und lediglich der Geburtsmoment verschoben wird, kommt es nun zu einer bedeutenden Umgestaltung, indem die einzelnen Entwicklungsphasen gedehnt werden. Noch deutlicher sehen wir diese Änderungen, wenn wir den Zeitplan von *Macaca mulatta* in Zahlen ausgedrückt vor uns haben (Tab. 3). Er lässt sich durch einfache rechnerische Operation zurückführen auf einen solchen, der *Mus musculus* sehr ähnlich ist; anders ausgedrückt: der Zeitplan von *Macaca mulatta* lässt sich aus dem einer primitiven Ausgangsform vom Typus der in Tabelle 1 vorgestellten Fälle dadurch ableiten, dass wir uns die gesamte Entwicklungszeit gleichmässig

um einen Faktor verlängert denken. Von der Dehnung ist nur die Zeit vor Implantation ausgenommen. Diese ausgedehnte Verlängerung der intrauterinen Entwicklungsdauer bezeichnen wir als multiplikative Tragzeitverlängerung.

Für die Aufstellung des Zeitplans von Macaca mulatta benütze ich vor allem Angaben zur Skelettentwicklung nach van WAGENEN (1964). Die aufgrund von

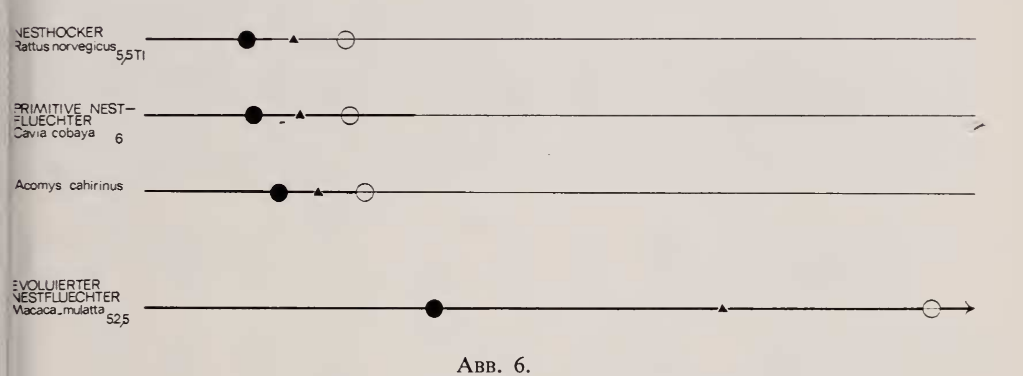


ABB. 6.

Zeitplan primitiver und evoluierter *Eutheria*
Die Zeitpläne niedrig cerebralisierter Formen unterscheiden sich voneinander durch die unterschiedlich lange intrauterine Entwicklungsphase; der Zeitplan von *Macaca mulatta* ist durch Verlängerung der einzelnen Entwicklungsabschnitte gekennzeichnet (Zeitplan von *Cavia cobaya* bei Reduktion der Dehnung).

Röntgendarstellungen erhobenen Befunde beziehen sich vor allem auf den Gliedmassenzustand. Ich gebe in Tabelle 3 Eu-NH nicht an, da die für dieses Stadium typischen Gliedmassenmerkmale von den Vorder- und Hinterextremitäten nicht gleichzeitig erreicht werden: während sie vorn mit 70/72 ET auftreten, sind sie hinten mit 74 ET vorhanden, wobei aber die Vordergliedmassen zu dieser Zeit in ihrer Ossifikation weitergeschritten sind. Sowohl für dieses Stadium als für jenes von 100 ET sind mir die Kopfmerkmale unbekannt. Es ist deshalb dieser an sich am besten dokumentierte Zeitplan einer höher cerebralisierten Form mit entsprechender Reserve zur Kenntnis zu nehmen.

Dass ich in der Tabelle keinen weiteren hoch cerebralisierten Nestflüchter sicher dokumentieren kann, hängt mit dem Umstand zusammen, dass die zeitlichen Abläufe noch weitgehend unbekannt sind. Die Verhältnisse des Menschen können wir deshalb nicht einbeziehen, weil hier Kopf- und Extremitätenentwicklung bis MAB nicht in der Zuordnung geschieht, wie sie für die meisten *Eutheria* charakteristisch ist. Wir werden im 4. Teil ausführlich auf diese Sondersituation zu sprechen kommen.

Als zweites Beispiel betrachten wir die Zeitpläne von *Canis familiaris* und *Felis domestica*, die beide als höher cerebralisierte Formen, aber immer noch als Nesthocker zur Welt kommen. Wie im Teil 2 bereits erwähnt wurde, scheint die ganze Gruppe der Fissipedia eine merkwürdige Ausnahme zur Praezedenzregel

Tabelle 3

Zeitpläne höher cerebralisierter Eutheria und einiger Dehnungsformen

	TI				Stadium VF		Stadium Eu-NH		Stadium MAB		Aug öffn
a.	52,5	*Macaca mulatta*	7	43/46	50/53		50/47		100	37	13
		errechnete Ahnenform	7	8/9	15/16		10/9		25	7	3
	3,85	*Mus musculus*	4½	10	14½		10		24½	5½	31
b.	(27,1)*	*Canis familiaris*	(6)	26	32	6	38	22	58/63:60	13	72/
		errechnete Ahnenform	(6)	8⅔	14⅔	2	16⅔	7⅓	24	4⅓	28
		Mus musculus	4½	10	14½	< 4½	< 19	> 5½	24½	5½	31
c.	19,5	*Felis domestica*	(6)	26	32	6	38	24	62	14	76
		errechnete Ahnenform	(6)	8⅔	14⅔	2	16⅔	8	24⅔	4⅔	29
d.	6	*Cavia cobaya*	6	24/26	30/32	8/6	38	10	48**	10	58
		errechnete Ahnenform	6	12/13	18/19	4/3	22	5	27	5	32
	5,5	*Rattus norvegicus*	6	11½	17½	3½	21	4	25	10	35
e.	9,77	*Oryctolagus cuniculus*	4½	16½	21	4	25	9	34	10	44
		errechnete Ahnenform	4½	11	15½	2⅔	18	6	24	6	30
		Mus musculus	4½	10	14½	< 4½	< 19	> 5½	24½	5½	31
f.	4,27	*Erinaceus europaeus*	6	11	17	17	34	12	46	14	60
g.	4,17	*Talpa europaea*			< 30		> 30				51
h.	3,99	*Tenrec ecaudatus*							58/64		66
i.		*Echinops telfairi*							62/65		71
k.	9,63	*Tupaia glis*							65		65

Da mir der Zeitplan für die Hirnentwicklung nur bezüglich Lidverschluss- und Lidöffnungs-Stad grob bekannt ist, muss ich einen Kompromiss schliessen und eine Kombination mit dem Gestaltentw lungs-Zeitplan vornehmen. Ich ersetze dabei den Zeitpunkt vollendeter Ossifikation der Tabelle 1 du jenen des Augenöffnens.

* TI der *Canidae*.
** *Cavia cobaya* nimmt bezüglich Malleusablösung eine eigenartige Sonderstellung ein, indem die Abtrennung verfrüht (34 stattfindet. Der für MAB angegebene Wert betrifft die übrige Kopf- und die Gliedmassensituation.

AUTORENHINWEISE ZU TAB. 3

Macaca mulatta: Periode 1: 7/9 ET (Stadium der freien Blastocyste) n. HEUSER et al. (1941); Stadium mit eben entstandenem Lidverschluss 50 ET n. HEUSER et al. (1941), 53 ET n. SCHULTZ (1937); Stadium MAB nach Gliedmassenzustand 100 ET n. VAN WAGENEN et al. (1964); Augenöffnen 135/140 ET n. HINES (1940).
Canis familiaris: LESBRE (1897), SCHAEFFER (1934), SCHLIEMANN (1966), STARCK (1956).
Felis domestica: DREWS (1934), GERSH (1937), HALL et al. (1934), SCHLIEMANN (1966), POHLMANN (1910), SCHAEFFER (1932), TERRY (1917), WINDLE (1931).
Cavia cobaya: BELLMER (1963), HARMANN et al. (1931, 1932, 1934), PETRI (1935), SCOTT (1937).
Oryctolagus cuniculus: MINOT et al. (1905), SEYDEL (1960), WATERMAN (1943).
Mus musculus: EIBL-EIBESFELDT (1950), FREYE (1960), JOHNSON (1933), OTIS et al. (1945), WESSEL (1967), WITSCHI (1962).
Erinaceus europaeus: HERTER (1933), MORRIS (1961), OESCHGER (i. Vorb.).
Tenrec ecaudatus: ALTHAUS (1938), EISENBERG et al. (1967), MÜNTER (1914), PARKER (1885).
Talpa europaea: ADAMS (1903, 1909), GODET (1951), KINDAHL (1942), PARKER (1885), STEIN (1950).
Tupaia glis: ALTNER (1968), SPATZ (1964, 1967), SPRANKEL (1960, 1961).

darzustellen, welche besonders auffällig bei den *Ursidae* durchbrochen scheint. Wenn wir nun aber die Zeitpläne von *Canis familiaris* und *Felis domestica* mit jenem von *Macaca mulatta* vergleichen, stellen wir fest, dass sie in gleicher Weise wie die des Nestflüchters abgewandelt sind und sich auf einen musähnlichen Ontogeneseplan zurückführen lassen; sie realisieren in den Zeitverhältnissen also durchaus die Charakteristika der Nestflüchter. In Abbildung 7 mit den absoluten Werten für intrauterinen Aufenthalt und Dauer bis Augenöffnen wird das ebenfalls deutlich; die Lösung des Lidverschlusses erfolgt für *Vulpes vulpes* (26,7 TI) mit 63/65, für *Felis lynx* (28,9 TI) mit 79 und bei *Helarctos malayanus* (42,7 TI) mit 126 Tagen Gesamtentwicklungszeit. Stellen wir in Abbildung 8 die Zeitpläne so dar, dass wir für die Dauer bis Augenöffnen für die verschiedenen Fälle eine übereinstimmende Strecke wählen, so wird ersichtlich, dass die *Fissipedia* relativ wenig mehr intrauterinen Aufenthalt notwendig hätten, um als Nestflüchter zur Welt zu kommen. Augenöffnen eben bei Geburt geschieht bei *Nasua rufa* (de BEAUX, 1923), bei Geburt oder kurz vorher bei *Crocotta crocuta*, relativ rasch nachher bei *Panthera onca* mit 4, *Hyaena brunnea* mit 8 und *Felis silvestris* mit 12 PN. In stärkerem Mass als die übrigen *Fissipedia* sind die *Ursidae* (hier *Helarctos malayanus*) als Frühgeburten anzusprechen. Die *Mustelidae*, die niedriger cerebralisiert sind und spätes Augenöffnen nach 30/38 PN realisieren, gehören noch zu den Nesthockern vom Typus der Insectivora. Von den übrigen *Fissipedia* können wir sagen, sie seien leicht zu früh geborene Säuger, die sich in Zeitplan- und Cererbralisationsmerkmalen nicht von den evoluierten Nestflüchtern unterscheiden. Eine Reduktion der Jungenzahl pro Wurf findet sich bei den *Ursidae*

Macaca mulatta 52,5

Crocotta crocu-ta 27,3

Helarctos ma-layanus 42,7

Hyaena striata 22,9

Felis lynx 28,9

Vulpes vulpes 26,7

40 80 120 160

ABB. 7.

Zeitpläne von *Fissipedia* im Vergleich mit jenem von *Macaca mulatta*.
Autoren für Augenöffnen und Tragzeit: *Macaca mulatta* (135/140 ET HINES, 1940; 163 ± 1 ASDELL, 1964); *Crocotta crocuta* (praenatal GRIMPE, 1917; 90 ET ZUCKERMAN, 1952, 93 ET GRIMPE, 1917); *Helarctos malayanus* (Augenöffnen unbekannt, 30 PN als spätest bekanntes Augenöffnen anderer Bären; 96/97 ET DATHE, 1963); *Hyaena striata* (8 PN f. *Hyaena brunnea* Int. zool. Yearbook 6; 90/91 PINKERT i. GRIMPE, 1917); *Felis lynx* (16/17 PN LINDEMANN, 1955; 63 ET ZUCKERMAN, 1952); *Vulpes vulpes* (12/14 PN HALTENORTH, 1968; 51 ET TEMBROCK, 1957).

Macaca mulatta

Crococotta cro-cuta

Felis lynx

Hyaena striata

Vulpes vulpes

Helarctos mala-yanus

ABB. 8.

Fissipedia als Frühgeburten.
Die Ontogenese-Dauern sind so dargestellt,
dass die Zeit bis Augenöffnen durch eine je gleichlange Strecke symbolisiert wird.

mit 1—2 und bei *Fennecus zerda* mit 1—3 Jungen pro Wurf. Im 4. Teil wird es möglich sein, die Verhältnisse ausführlicher und mit Literaturangaben darzustellen.

Der Zeitplan von *Cavia cobaya* lässt sich wie jener von *Macaca mulatta* durch einfache Division auf den einer primitiven Form zurückführen. Es hat in etwas anderem Zusammenhang MARTIN (1963) auf diesen Verlängerungsmodus hingewiesen und aufgrund einer sorgfältigen Gegenüberstellung von *Cavia-* und *Rattus-*Ontogenese festgestellt, dass *Rattus* durchgehend eine doppelt so rasche Entwicklung durchläuft wie *Cavia cobaya.* Die länger dauernde Ontogenese von *Cavia* ist jedoch im Unterschied zu *Macaca mulatta* und *Canis familiaris* nicht von grösserer Massenentwicklung des Gehirns begleitet. Es verlaufen Gestalt- und Hirnentwicklung relativ zur adult erreichten Cerebralisation verlangsamt. *Cavia* gehört als Nestflüchter mit *Xenarthra-* und *Prosimiae-*Vertretern zu den Dehnungsformen.

Die Ontogenese von *Oryctolagus cuniculus* ist durch die Normentafel von MINOT (1905) bis zu Stadium VF sicher bekannt. Über die nachfolgende prae- und postnatale Entwicklung wissen wir hinsichtlich der Gestaltmerkmale und Zeitverhältnisse noch wenig. Neuere Angaben zur *Oryctolagus-*Ontogenese stammen von WATERMAN (1943); Stadium VF wird nach 19 ET erreicht und misst 27 mm (8 Fälle); Stadium Eu-NH dürfte gemäss Habitus der WATERMAN-Stadien nach 25 ET oder kurz vorher realisiert sein und misst 65,4 mm (7 Fälle).

Erinaceus europaeus weist gegenüber *Mus musculus*, *Mesocricetus auratus* und *Rattus norvegicus* eine Verlängerung der Entwicklungsabschnitte nach VF auf. Bei Annahme einer stammesgeschichtlich frühen Geburtssituation in VF liegt die Situation vor, wie wir sie bei primitiven *Marsupialia* mit Dehnung der Entwicklungsprozesse nach Geburt antreffen.

Tenrec ecaudatus braucht bis Augenöffnen mehr Zeit als *Vulpes vulpes* (63/65 Tage), der aber eine Adultcerebralisation von 26,7 realisiert. Auch *Tupaia glis* hätte während der verfügbaren langen intrauterinen Phase die Möglichkeit, höhere Hirnwerte zu erreichen.

Diese Nesthocker: *Oryctolagus*, *Erinaceus*, *Tenrec* und *Tupaia* haben eine multiplikative Tragzeitverlängerung gleichsam zu früh vorgenommen wie *Felis domestica*, sind aber in der Stammesgeschichte nicht gleichzeitig zur Ausbildung grösserer Hirnmassen fortgeschritten. Möglicherweise darf diese Tragzeitverlängerung als Teil-Realisation einer Entwicklung zu höherem O-Typus interpretiert werden. Es zeigt sich bei manchen Formen in der Reduktion der Wurfgrösse ein weiteres Merkmal, welches eine derartige Deutung nahelegt: Verlängerung der Gesamtentwicklung im Sinne einer Dehnung und gleichzeitig Reduktion der Wurfgrösse findet sich bei *Tachyoryctes ruandae* n. RAHM (1969). In sehr auffälliger Weise sind Dehnung und gleichzeitig Verkleinerung der Jungenzahl auch bei den *Phalangeroidea (Marsupialia)* anzutreffen. Hier findet sich in der Gattung

Macropus eine Tragzeit von bis 38 Tagen, während welcher aber nicht etwa ein Nestflüchter ausgebildet wird, wie das bei den *Eutheria* im Falle von *Lepus americanus* und *Acomys cahirinus* geschieht, sondern wie bei den primitiveren Beutlergruppen ein Neonatus von 15/17 mm SST und den übrigen Merkmalen eines extremen Nesthockers. Reduktion auf 1 gegenüber Wurfgrössen von 10—15 bei *Didelphoidea* und *Dasyuroidea* plus Verlängerung der intrauterinen Entwicklungsdauer können wohl auch hier als Ansatz zu einer Evolution des O-Typus gesehen werden. Hingegen ist geringe Jungenzahl bei niedrig cerebralisierten *Eutheria*-Nestflüchtern mit noch kurzer Tragzeit in höherem Masse prospektiv zu deuten, indem zum Beispiel bei *Lepus europaeus* eine mögliche Massenvermehrung von Gehirn und Körper späterer Generationen vorbereitet erscheint.

5. *Verlangsamung der Gestaltentwicklung*

Die Verlängerung der Entwicklungsphasen beim Fortschritt zu evoluierten Nestflüchter-Stufen hat zur Folge, dass bei den höher cerebralisierten *Eutheria* die Gestaltmerkmale verlangsamt auftreten gegenüber jenen der niedrig cerebralisierten beziehungsweise gegenüber den eigenen Vorfahrenformen. Vergleichen wir in Tabelle 4 die bis zur Malleusablösung gebrauchte Zeit verschieden hoch cerebralisierter und relativ zum TI rasch sich entwickelnder Säuger, so sehen wir eine sukzessive Verlängerung der Entwicklungsdauer von 19/24 Tagen bei Nesthockern bis zu etwa 175 ET bei den Pongiden. Nur *Homo sapiens* weist trotz recht viel höherem TI keine entsprechende stärkere Verlangsamung der Gestaltdifferenzierung auf, sondern die Ausbildung der Gestaltmerkmale verläuft in grossen Zügen zeitlich jener der Pongiden vergleichbar. So fallen die von Schultz (1951, 1952; zit. n. Starck, 1962) diesen gegenüber festgestellten Akzelerationen eigentlich noch stärker ins Gewicht: frühe Ossifikation des Sternum, früher beginnender Descensus testis, allgemeine praenatale Grössenzunahme, frühe Verschmelzung des Os centrale carpi mit dem Naviculare.

6. *Verlangsamung von Gestalt- und Hirnentwicklung: Dehnungsformen*

Wie wir anlässlich der Besprechung verschiedener Zeitpläne S. 583 schon ausführten, verstehen wir unter Dehnungsformen solche Säuger, die zwar ihre intrauterine Entwicklungszeit verlängern, jedoch nicht gleichzeitig den höheren O-Typus und hierauf eine Vergrösserung des Gehirns realisieren. Die heute als Dehnungsformen zu identifizierenden *Eutheria* zeigen den primitiven *Mammalia* gegenüber, die rasche Differenzierung beibehalten haben, einen ersten Fortschritt zu höherer Evolutionsstufe an. Doch wirkt sich dieser vielleicht sogar als Hindernis zu weiterer Elevation aus, weil lange postnatale Unreifephasen eine ökologisch ungünstige Situation schaffen können. Ihre weitere phylogenetische Abwandlung

TABELLE 4

Verlangsamung der Körperentwicklung bei steigender Adult-Cerebralisation (unter Ausschluss von Dehnungsformen)

	TI MANG.	Tage zur Erreichung des Stadiums MAB, dieses in mm SST angegeben
Mus musculus	3,85	24½
Mesocricetus auratus	5,39	19
Lepus europaeus +	10,4	35/42 A
*Nasua rufa**	22,9	um 70/77ˣ KAUFMANN (1962), 111 mm de BEAUX (1923)
*Vulpes vulpes**	26,7	51/53 A
		127 mm STORM (1966)
*Fennecus zerda**	26,2	50 A
*Felis lynx**	28,9	63
*Canis lupus**	25,7	60/63 A
*Helarctos malayanus**	42,7	96 DATHE (1966)
Macaca mulatta +	52,5	100 van WAGENEN et al. (1964)
		131 mm
Gorilla gorilla	66,1	150/180 CURGY (1967)
		135 mm DENIKER (1886)
Pan troglodytes +	68,2	189
		122 mm SCHULTZ (1940)
Pongo pygmaeus +	70,3	180
		145 mm SCHULTZ (1941)
Homo sapiens	214	175
		222 mm RICHANY et al. (1954)
		165/180 BROMAN (1898)

ˣ Tragzeit von *Nasua narica*; * bei Annahme einer mit Felis übereinstimmenden Gestaltorganisation bei Geburt; Zeit bis MAB = Tragzeit; A: ASDELL.
+ Feten, die nach dem Entwicklungszustand ihrer Gliedmassen Stadium MAB realisieren; ihre Kopfmerkmale sind in der Literatur nicht dokumentiert.

dürfte vor allem in Spezialisierungen bestehen. Nur eine extreme Einpassung in eine bestimmte Umwelt dürfte die infolge Dehnung verminderte Generationenzahl auszugleichen und gegen die Konkurrenz höher cerebralisierter Formen zu schützen vermögen. Vielleicht verdanken die Monotremen und die Beutler eben dieser Anpassung ihre Rettung vor dem Aussterben.

a. *Kriterien zur Feststellung von Dehnungsformen*

Innerhalb der Nesthocker und der primitiven Eu-Nestflüchter unterscheide ich Dehnungsformen von solchen mit rasch gebliebener Entwicklungsgeschwindigkeit aufgrund des Verhältnisses Tragzeit-Geburtsorganisation, indem ich die einer Form zur Verfügung stehende intrauterine Differenzierungsdauer an der Minimalzeit messe, während der ein bestimmtes Gestaltstadium an sich realisiert werden könnte. Ich benütze dabei die Entwicklungsdauern von *Mesocricetus auratus* und *Mus musculus* als Minimal-beziehungsweise Optimalzeiten (Tab. 5).

Tabelle 5

Kurze und „gedehnte" Entwicklungszeiten für das Erreichen bestimmter Gestaltstadien bei Nesthockern und primitiven Eu-Nestflüchtern mit TI < 10

	Rasche Entwicklung in Tagen			Gedehnte Entwicklung in Tagen		
	VF	Eu-NH	MAB	VF	Eu-NH	MAB
1. *Mesocricetus auratus*	13¼	16	19			
2. *Mus musculus*	14½	< 19	24½			
3. *Talpa europaea*				< 30		
4. *Erinaceus europaeus*					34*	
5. *Tenrec ecaudatus*						58/64*
6. *Echinops telfairi*						62/65*
7. *Tupaia glis*						65
8. *Oryctolagus cuniculus*						> 31
9. *Acomys cahirinus*						30/30½
10. *Cavia cobaya*						48

* Zugleich Geburtszeitpunkt.

Autoren: 1. Zeit bis Stadium VF und Eu-NH n. Boyer (1953), Asdell (1964), bis MAB eigene Stadien; 2. Zeit bis VF n. Otis und Brent (1954), Tragzeit 19 ET n. Wessel (1967), MAB eigene Stadien (Enggässer); 3. Godet (1951); 4. Oeschger 35 ET, Morris 31/32, 31/32 ET; 5. Eisenberg und Muckenhirn (1967); 6. Eisbenerg und Muckenhirn (1967); 7. Tragzeit (Asdell, 1964) 46 ET+ postnatale Zeit bis Malleusablösung (Spatz, 1967) 19 Tage; 8. Tragzeit (Nachtsheim, 1934) 31 ET, Malleusablösung nach Befunden von Frick et al. (1955) etwas nach Geburt; 9. nach eigenen Stadien; 10. gemäss Gliedmassenzustand n. Petri (1935).

Ihre Wahl ist insofern Ermessenssache, als sie von der Ansicht bestimmt ist, welche Tragzeiten als primär und welche als abgeleitet betrachtet werden sollen. Die Tabelle zeigt, dass ich niedrig cerebralisierte *Eutheria* (TI <10) dann zu den Dehnungsformen eingliedere, wenn die Dauer bis MAB 30 Tage überschreitet.

Bei den *Eutheria* mit TI > 10 orientiere ich mich für die Unterscheidung von Dehnungsformen am Verhältnis Entwicklungsdauer bis Augenöffnen-Adult-TI. Wir benützen hier zur Kennzeichnung deshalb die Dauer bis Augenöffnen und nicht die Tragzeit, weil wir bei Säugern mit ansteigendem TI die für die Erreichung vergleichbarer Hirnstadien benötigten Zeiten vergleichen müssen; Teil 2 hat uns gezeigt, dass dafür jene bis Augenöffnen in Frage kommen können. Suchen wir unter den bekannten *Eutheria* jene mit den kürzesten Dauern bis Lidöffnung, bekommen wir in Tabelle 6 links eine Reihe von Formen, bei welchen eine optimale Ausnützung der Entwicklungszeit realisiert sein dürfte; Säuger mit längeren stellen sich diesen rasch sich differenzierenden Vertretern gegenüber als Dehnungsformen dar.

TABELLE 6

Kurze und „gedehnte" Entwicklungszeiten für die Periode bis Augenöffnen

	TI n. MANGOLD	Rasche Entwicklung, in Tagen	Langsame Entwicklung, in Tagen
1. *Mus musculus*	3,85	31	
2. *Myotis myotis*	3,84		> 40
3. *Mesocricetus auratus*	5,39	28	
4. *Talpa europaea*	4,17		51
5. *Rattus*	5,5	35	
6. *Cavia cobaya*	6		55/58
7. *Lepus europaeus*	10,4	≦ 42	
8. *Tupaia glis*	9,63		60/66
9. *Microcebus murinus*	10,5		63/66
10. *Castor castor*	12,4		um 90
11. *Nasua rufa*	22,9	70/77 N. narica	
12. *Felis silvestris*	22,9	77	
13. *Callithrix jacchus*	21,4		≦ 140
14. *Galago demidowii*	14,4		144
15. *Tarsius spectrum*	16,1		180
16. *Vulpes vulpes*	26,7	63/65	
17. *Felis lynx*	28,9	80	
18. *Helarctos malayanus*	42,7	125*	
19. *Bos zebu*	35,6		180 (Bos taurus)
20. *Macaca mulatta*	52,5	135/140	
21. *M. nemestrina*	57,5	≦ 171	
22. *Gorilla gorilla*	66,1	um 165	
23. *Pan troglodytes*	68,2	130/140 ?	
24. *Cebus capucinus*	68,1	≦ 180 ?	
25. *Pongo pygmaeus*	70,2	um 180	
26. *Homo sapiens*	214	205	

In allen Fällen, wo der Zeitpunkt des intrauterinen aber geburtsnahen Augenöffnens unbekannt ist, versehe ich die Dauer der Tragzeit mit ≦.

AUTORENHINWEISE ZU TAB. 6

1. 19 Tage Tragzeit (WESSEL, 1967) + 14 PN bis Augenöffnen (FREYE, 1950); 2. mindestens 40 Tage Tragzeit (JOLLER mdl.) + wenige postnatale Tage (EISENTRAUT, 1936); 3. 16 ET (ASDELL, 1964) + 12 PN (MOHR, 1954); 4. 30 ET (GODET, 1951) + 21 PN (MOHR, 1932); 5. 21 ET (MARTIN, 1963) + 14 PN (ADDISON, 1921); 6. MARTIN (1963), GÄTZI mdl.; 7. Tragzeit n. HEDIGER, 1948; 8. 46 ET (ASDELL, 1964) + 14-20 PN (SPRANKEL, 1961); 9. 59/62 ET (ZUCKERMAN, 1952) + 4 PN (PETTER, 1962); 10. 90 ET (ZUCKERMAN, 1952); 11. 77 ET (ASDELL, 1964), 70 ET (KAUFMANN, 1962) + 4 PN (KAUFMANN, 1962); 12. 66 ET (CONDE et al. 1966) + 9/11 PN (LINDEMANN, 1955); 13. NAPIER (1967); 14. ZUCKERMAN (1952); 15. um 6 Mo (NAPIER, 1967); 16. 51/53 ET

(ASDELL, 1964) + 12/14 PN (HALTENORTH, 1968); 17. 9/10 Wo Tragzeit (ASDELL, 1964) + 16/17 PN (LINDEMANN, 1955); 18. die Tragzeit dieses Bären, welcher im Unterschied zu den übrigen Vertretern der Gruppe keine verzögerte Implantation aufweist, beträgt n. DATHE (1963) für zwei Fälle 95 und 96 ET, Zeitpunkt des Augenöffnens für Helarctos malayanus unbekannt, bei andern Ursidae findet die Lidlösung zwischen 20 und 30 PN statt; 19. ADDISON (1928); 20. HINES (1940), 21. ASDELL (1964); 22. DENIKER (1886), BOLK (1926); 23. unsichere Angabe nach einer Abbildung i. SCHULTZ (1940); 24. Tragzeit *C. capucinus* um 180 ET n. ZUCKERMAN (1952), *C. apella* 6 Mo (ASDELL, 1964); 25. TRINCHESE (1870); 26. ASK (1908).

b. *Zum Vorkommen von Dehnungsformen*

Innerhalb der *Marsupialia* (näheres und Autoren MÜLLER, 1969 *a*) gibt es eine erste Gruppe von Vertretern wie *Marmosa cinerea*, *Didelphis virginiana* und *Dasyurus quoll*, deren Entwicklung lediglich postnatal verlangsamt erscheint (Tab. 7). Die *Phalangeroidea* hingegen zeichnen sich durch prae- und postnatale Dehnungen aus. *Macropus giganteus* entwickelt sich während 38 ET, d.i. der dreifachen *Didelphis*-Tragzeit in Grösse und innerer Organisation kaum über den Geburtszustand von *Didelphis virginiana* hinaus. Die Nichtverbesserung des O-Typus trotz genügend langer Entwicklungsdauer geht deutlich einher mit dem Verbleiben auf niedriger Cerebralisationsstufe. Die Gruppe erreicht n. WIRZ (1950) mit einem TI von 11,7 nur eben die Werte primitiver *Eutheria*-Nestflüchter. Dabei dürften n. COLBERT (1965) etwa annähernd gleiche Evolutionsdauern wie bei den *Eutheria* zur Verfügung gestanden haben. Die postnatale Dehnung mit der langdauernden Unreife der Jungen kann durch mütterliche Brutpflege wohl nur zum Teil kompensiert werden; Nichtverbesserung des O-Typus, fehlende Steigerung der Adultcerebralisation, Verminderung der Generationenfolge und langsame postnatale Reifung mögen Gründe dafür sein, dass die *Marsupialia* in jenen geographischen Bezirken grossteils verschwunden sind, wo eine Durchmischung mit den *Eutheria* stattgefunden hat.

Die *Monotremata* weisen wie die *Phalangeroidea* eine gesamthaft verlangsamte Individualentwicklung auf. Auch hier ist gleichzeitig das Verharren auf der Stufe des extremen Nesthockers dazu noch in der primitiven Form des oviparen Stadiums festzustellen.

Wir sehen aufgrund dieser Fakten, wie sehr die Evolution des Ontogenesetypus eine Funktion der Entwicklungsgeschwindigkeit ist, indem der Status des Nestflüchters nur erreicht werden kann, wenn bei Tragzeitverlängerung rasche Geschwindigkeit beibehalten wird.

Während also die bekannten *Marsupialia* und die *Monotremata* gesamthaft den Dehnungsstatus erreicht haben, finden sich bei den *Eutheria* Verlangsamungen vor allem in den primitiv gebliebenen Gruppen. Tabelle 7 und die Angaben im speziellen Teil belegen ihr Vorherrschen bei den *Insectivora*. Bei den *Rodentia* finden sich neben rasch sich differenzierenden auch Formen mit verlangsamter Entwicklung. Für die *Xenarthra* und *Prosimiae* sind mir nur Dehnungsformen bekannt. Im Unterschied zu *Marsupialia* und *Monotremata* werden bei den *Eutheria*

TABELLE 7

Dehnungsformen und O-Typus in den drei Säugergruppen

	Praenatale Entwicklung		Postnatale Entwicklung bis Augenöffnen	Gesamtzeit bis Augenoe	Ontogenesetypus	TI
	rasch	langsam				
1. *Ornithorhynchus anatinus* (Monotremata)		26	77		oviparer extremer Nesthocker	
Marsupialia:					vivipare	
2. *Didelphis virginiana*	12¾		58		extreme Nesthocker	5,78
3. *Dasyurus quoll*	12		80			7,64
4. *Antechinus*		31,5	62			
5. *Potorous tridactylus*		38	102 ± 5			11,7
6. *Macropus griseus*		29/33/38	170			
Eutheria:						
7. *Talpa europaea*				51	noch nicht Eu-NH-Nesthocker	4,17
8. *Erinaceus europaeus*				49	Eu-NH-Nesthocker	4,27
9. *Tenrec ecaudatus*				um 72	Übergangsform	3,99
10. *Tupaia glis*				65	,,	9,63
11. *Microcebus murinus*				60/66	,,	10,5
12. *Galago demidowii*				144	primitiver Nestflüchter ?	14,4
13. *Tarsius*				180	primitiver Nestflüchter ?	16,1
14. *Castor castor*				90	primitiver Nestflüchter	12,4

AUTORENHINWEISE

TI der *Marsupialia*: 2 TI Didelphoidea, 3/4 TI Dasyuroidea, 5/6 TI Phalangeroidea n. WIRZ (1950), TI der *Eutheria* n. MANGOLD-WIRZ (1966).
Zeitangaben: 1 n. STARCK (1965), 2-6 s. MÜLLER (1969 *a*), 7-14 s. Autorenhinweise zu Tabelle 6.

jedoch verschiedenste phylogenetische Stufen von Verlangsamungen betroffen: bei den *Insectivora* Nesthocker, Übergangsformen und primitive Nestflüchter, bei den *Rodentia*, *Xenarthra* und *Prosimiae* ausserdem auch höher cerebralisierte Nestflüchter.

c. *Dehnungsformen und heterochrone Entwicklung*

Unter heterochroner Entwicklung verstehe ich ein zeitliches Abweichen in der Ausbildung von Organen und Gestaltmerkmalen gegenüber Vorfahrenformen. Derartige Abweichungen sind mir beim Aufsuchen bestimmter Gestaltstadien in verschiedenen Säugergruppen, vorab bei den *Monotremata*, den *Xenarthra* und den *Artiodactyla* aufgefallen. Da sich die Vertreter dieser Gruppen zugleich durch

TABELLE 8

Gestaltstadien der Artiodactyla und Perissodactyla

		Kopf: Ossifikation und transitorische Verschlüsse	Entstehung des sekundären Gaumens	Gliedmassenossifikation	Urogenitalsystem und Rectum
Bos taurus	STADIUM VF			38/40 mm CARLSEN (1927)	Anus offen bei 26,7 mm POLITZER (1934)
		60 mm WACHNITZ (1937) ADDISON (1921), eigenes Stadium			
Alter n. LESBRE (1897) GURLT i. FRANCKE (1887)	STADIUM Eu-NH			60 mm, 56 ET, CARLSEN (1927), 66 mm PETERSEN (1922)	
		eigene Stadien > 110 mm > 11 Wo			
Ovis aries	STADIUM VF		32 mm, 37 ET STADELMANN (1916)	30/40 mm, 37 ET HARRIS (1936)	32 mm Sinus, 38 mm Rectum offen, POLITZER (1934); Mesonephrosfunktion 16/17 ET DAVIES (1951)
		um 60 mm, 46 ET WACHNITZ (1937)			
	STADIUM Eu-NH			82 mm, 48 ET eigenes Stadium	
		> 82 mm > 48 ET, eigenes Stadium			

TABELLE 8

Gestaltstadien der Artiodactyla und Perissodactyla (Forts.)

		Kopf: Ossifikation und transitorische Verschlüsse	Entstehung des sekundären Gaumens	Gliedmassenossifikation	Urogenitalsystem und Rectum
	STADIUM MAB	125 mm, 60 ET SCOTT (1951)			
Sus domestica	STADIUM VF		29 mm NAUCK (1928) 28 mm SCHORR (1908)	35 mm, 4-6 Wo PATTEN (1948)	20 mm Rectum, 50 mm Sinus offen, POLITZER (1934); Mesonephrosfunktion 29 mm, 30 ET GERSH (1937)
		54 mm, 38 ET ANDERS (1924) 60 mm HESS (1921)			
	STADIUM Eu-NH			< 65 mm < 45 ET PATTEN (1948)	50 mm Sinus urogenitalis offen POLITZER (1934)
		85 mm, 47 ET ANDERS (1924)			
Alter n. STÖCKLI (1923)	STADIUM MAB	vor 152,4 mm, vor 63 ET PARKER (1874)			
Equus caballus	STADIUM VF	40 mm MUGGIA (1931) Lidverschluss noch nicht vorhanden	27 mm, 45 ET, SÖRENSEN (1934)	29 mm CARLSEN (1929) 33 mm CARLSEN (1927)	
Alter n. Angaben i. SAARNI (1921)	STADIUM Eu-NH	72 mm, 62 ET eigenes Stadium 74 mm SÖRENSEN (1930) Lidverschluss eben entstanden		85 mm KÜPFER et al. (1931) 72 mm eigenes Stadium	

stark verlangsamte Entwicklung auszeichnen, ist wohl die Möglichkeit zu bedenken, ob eventuell die Verlangsamung für die Störung der ursprünglichen ontogenetischen Merkmalszuordnung verantwortlich sein könnte. Die *Xenarthra* und *Artiodactyla* zeichnen sich dabei in den mir bekannten Vertretern durchwegs durch eine von der „Norm" abweichende Zuordnung von Gliedmassen- und Kopfdifferenzierung, die *Monotremata* und *Xenarthra* ausserdem durch zeitliche Verschiebung in der Entwicklung der Gliedmassenelemente selbst aus. Die heterochrone Differenzierung erfasst bei den *Artiodactyla* im Sinne einer Retardierung ausserdem die Bildung des Lidverschlusses und die Hirnentwicklung bei *Bos taurus*; nicht verspätet erscheint im Vergleich zum Beispiel mit den *Carnivora* die Gliedmassen-Differenzierung der Vorderextremitäten bis VF, die Entwicklung des Gaumens und des Urogenitalsystems. Tabelle 8 gibt uns über die Entwicklungsprozesse dieser Gruppe eine Übersicht, soweit ich sie durch Literatur belegt fand. Während die Merkmale von VF im Kopf bei Feten von 60/70 mm bei *Bos taurus*, von 60 mm bei *Ovis aries* und von 60 mm auch bei *Sus domestica* verwirklicht sind, erreichen die Gliedmassen dies Stadium schon früher. Zur Zeit, da in VF die Lider eben verwachsen, haben die Vorderextremitäten von *Bos taurus* und *Sus domestica* bereits Merkmale des Stadiums Eu-NH ausgebildet. Die Hintergliedmassen realisieren bei *Bos* Eu-NH-Merkmale gleichzeitig mit dem Kopf. Zum Hirnzustand bei Lidverschluss habe ich für *Bos taurus* an einem eigenen Stadium Strukturierungs-Merkmale gefunden, welche den in Teil 2 aufgeführten Charakteristika anderer *Eutheria* in VF entsprechen.

Um Sukzessionsänderungen zu erkennen, müssen wir uns die Normalsituation kurz vergegenwärtigen:
— nach den langen Gliedmassenelementen ossifizieren die Metacarpalia und -tarsalia, gleichzeitig oder etwas früher die Endphalangen;
— die Grundphalangen verknöchern vor den Mittelphalangen;
— die Ossifikation der Tarsalia beginnt erst, nachdem die Metacarpalia und -tarsalia und ausserdem alle Phalangenglieder diaphysisch ossifiziert vorliegen.

Für *Tachyglossus aculeatus* (Abb. 9 *a*) sind aufgrund der wenigen mir bekannten sowie der in der Literatur dokumentierten Entwicklungsstadien folgende Abweichungen festzustellen: 1. die Mittelphalangen der Hand verknöchern vor den Grundphalangen und bevor die Metacarpalia 2—5 primäre Zentren aufweisen; 2. die Hinterextremitäten zeigen eine Retardierung, die nicht einmal dem in der Anfangsentwicklung starken Gradienten der *Marsupialia* gleichkommt: Wenn n. NESSLINGER (1956) bei *Didelphis virginiana* in der Hand die Metacarpalia 2—5 und gleichzeitig alle Phalangen primäre Zentren aufweisen, sind in der Hinterextremität die Metatarsalia 2—5 und ausser den Endphalangen 2—5 auch die Grundphalangen 2—4 in diaphysischer Ossifikation begriffen. Abbildung 9 *a* belegt den Entwicklungsrückstand gegenüber dieser Situation deutlich.

Welche Abweichungen liegen bei den *Xenarthra* vor? Die von mir unter-

suchten Einzelstadien von *Dasypus novemcinctus* und *Chaetophractus sp.* (Abb. 9 b—d) und die Angaben von URSING (1932) über *Bradypus tridactylus* dokumentieren folgende Änderungen: 1. die Mittelphalangen verknöchern bei *Bradypus tridactylus* und bei *Dasypus novemcinctus* vor den Grundphalangen;



ABB. 9

Heterochronien in der Gliedmassenentwicklung.
a: *Tachyglossus aculeatus* 180 mm RSST, 3 Mo: Hand a_1, Fuss a_2;
b: Hand von *Dasypus novemcinctus* 54 mm SST:
c: Hand und Fuss von *Dasypus novemcinctus* 70 mm SST;
d: Hand und Fuss eines neugeborenen *Chaetophractus sp.* von 100 mm SST.
(Darstellung nach Aufhellungspräparaten).

2. der Calcaneus ossifiziert bei *Bradypus* bevor die Metatarsalia Zentren aufzeigen. Unsere Abbildung lässt darauf schliessen, dass bei *Dasypus novemcinctus* ähnliche Verhältnisse vorliegen, sind doch die Knochenzentren der Metatarsalia 5 und 1 bei bereits ossifiziert vorhandenem Calcaneus noch dürftig entwickelt.

Ein erstes Auseinanderfallen anfänglich sich zugeordneter Ossifikationsprozesse dürfte auch bei jenen Primaten festzustellen sein, die infolge hoher Cerebralisationswerte eine langsame Gestaltentwicklung aufweisen. Es beginnt



b
c_1
c_2
d_1
d_2

zum Beispiel nach den Angaben in CURGY (1967) bei *Gorilla gorilla* die Carpusverknöcherung, bevor Calcaneus und Talus Zentren aufweisen; ebenfalls bei *Gorilla gorilla* setzt die Epiphysenbildung ein, bevor ausser dem Calcaneus auch der Talus einen primären Ossifikationsherd entwickelt.

II. ZUM VERHÄLTNIS VON GESTALT-UND HIRNENTWICKLUNG

1. *Zur relativen Unabhängigkeit der beiden Prozesse*

Auf eine mögliche Unabhängigkeit der beiden Entwicklungsprozesse wurde ich aufmerksam, als ich sah, dass das Augenöffnen und das mit ihm angezeigte ähnliche Gehirnstadium bei verschiedenen *Eutheria* einem je verschiedenen Gestaltstadium zugeordnet sein kann, nachdem bei diesen selben *Eutheria* Stadium VF neben einem vergleichbaren Gestaltzustand auch übereinstimmende Hirnmerkmale aufweist. Das Augenöffnen kann zum Beispiel schon geschehen, wenn in den Fusswurzel-Elementen die Ossifikation eben erst begonnen hat *(Lepus europaeus)*. Es kann aber auch erst eintreten, wenn sowohl die Fuss- als auch die Handwurzelelemente vollständig ossifiziert vorliegen *(Acomys cahirinus, Oryctolagus cuniculus)*. Bei andern Formen findet die Lidöffnung einem intermediären Gestaltzustand zugeordnet statt *(Microcebus murinus)*. Ich habe das bei Lidverschluss realisierte Hirnstadium einerseits und jenes bei Augenöffnen vorhandene anderseits in Teil 2 ausführlich dargestellt.

Aufgrund dieser Tatbestände lassen sich folgende Angaben zur Differenzierungsgeschwindigkeit der Gestalt- und Hirnentwicklung ableiten:

- Körperentwicklungs- und Hirndifferenzierungsprozesse verlaufen bei vielen *Eutheria* bis zu Stadium VF in bestimmter und übereinstimmender Zuordnung (Ausnahmen: *Ungulata*, *Homo sapiens*).
- Nach dem Erreichen des Lidverschluss-Stadiums findet eine Änderung des Geschwindigkeitsverhältnisses statt: Gestalt- und Hirnentwicklung erfolgen nun in einer gewissen Unabhängigkeit voneinander, indem die Lidöffnung, welche adultnahe Hirnstrukturierung anzeigt, bei verschiedenen *Eutheria* relativ zur Gestaltdifferenzierung früher oder später erreicht werden kann.
- Aus der je übereinstimmenden Hirn- und Gestaltorganisation bei Lidverschluss und der je verschiedenen Zuordnung der Lidöffnung zum Gestaltzustand ergibt sich für verschiedene Formen gleicher Cerebralisationshöhe, dass sie nach Stadium VF eine verschieden rasche Hirnentwicklung realisieren können.

Abbildung 10 stellt diese Unabhängigkeit an drei vergleichbar cerebralisierten *Eutheria*: *Microcebus murinus*, *Oryctolagus cuniculus* und *Lepus europaeus* dar.

Während die Lidverschluss-Stadien hinsichtlich der Gestalt- und Hirnmerkmale noch übereinstimmen, ist das Lidöffnen einem je verschiedenen oben erwähnten Gestaltstadium zugeordnet. *Oryctolagus cuniculus* hat nach VF eine langsamere relative Hirnentwicklungs-Geschwindigkeit als *Microcebus murinus* und *Lepus europaeus*.

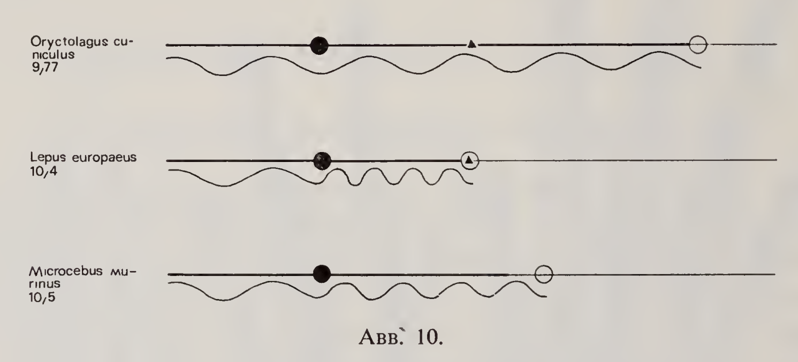


Abb. 10.

Unabhängigkeit von Gestalt- und Hirnentwicklung.
In Stadium VF stimmen die drei ähnlich cerebralisierten *Eutheria* bezüglich Gestalt- und Hirnzustand noch überein. Das Augenöffnen (und der mit ihm angezeigte adultähnliche Differenzierungsgrad des Gehirns) ist einem je verschiedenen Gestaltstadium zugeordnet.

2. *Zur Frage einer phylogenetischen Veränderung der Geschwindigkeit in der Hirnentwicklung*

Die eben besprochenen Geschwindigkeitsunterschiede, die nach Erreichen des Stadiums VF festzustellen sind und die in der besprochenen Weise angezeigt werden durch je verschiedene Zuordnung von Körpermerkmalen und Lidöffnung, sind in Tabelle 9 für weitere Beispiele dokumentiert. Im oberen Tabellenabschnitt sind Nesthocker, im unteren Nestflüchter aufgeführt. Es stellt sich nun die Frage, wie die Geschwindigkeitsunterschiede in der Hirndifferenzierung verschiedener Formen in der Stammesgeschichte sich ergeben haben können. Sind sie eventuell Ausdruck einer unterschiedlichen Ausgangssituation in dem Sinn, dass *Mus musculus* auf Vorfahren mit langsamer, *Tupaia glis* auf solche mit rascher Hirnentwicklung zurückzuführen wäre ?

Wenn wir sowohl die Nesthocker- als die Nestflüchterreihe in Tabelle 9 ins Auge fassen, müssen wir eine derartige Erklärungsmöglichkeit verwerfen. Denn wir sehen, dass die Extreme in der Folge durch Repräsentanten der gleichen systematischen Gruppe vertreten sind: in *Castor canadensis* und *Mus musculus* als Vertretern der *Rodentia*, in *Lepus europaeus* und *Oryctolagus cuniculus* als Vertretern der *Lagomorpha*. Wenn so der Unterschied wohl nicht auf verschiedene Ausgangsgeschwindigkeit zurückgeführt werden kann, bleibt die Annahme möglich, dass eine Geschwindigkeitsänderung erst im Verlaufe der Nesthockerphase sich ergeben habe.

Tabelle 9

Frühes und spätes Augenöffnen
bei niedrig cerebralisierten Eutheria-Nesthockern und -Nestflüchtern

	Relativ zur Gestaltentwicklung frühes				Relativ zur Gestaltentwicklung spätes Augenöffnen
Nesthocker	*Tupaia glis*	*Microcebus murinus*		*Rattus norvegicus* *Mesocricetus auratus*	*Mus musculus* *Myotis myotis* *Oryctolagus cuniculus*
Primitive Nestflüchter	*Lepus europaeus* *Castor canadensis*		*Cavia cobaya*		*Acomys cahirinus*

Untersuchen wir ausser den obengenannten Nesthockern und primitiven Eu-Nestflüchtern auch höhere *Eutheria* auf ihr Geschwindigkeitsverhältnis von Körper- und Hirnentwicklung, so ergibt sich Tabelle 10. Wir ordnen die daraufhin bekannten Säuger so an, dass wir für Cerebralisationsstufen von je 10 eine neue Reihe bilden. Die Gestaltstufen, ausgedrückt durch fortschreitenden Ossifikationszuwachs der Extremitäten, sind von links nach rechts berücksichtigt. Eine bestimmte Form besetzt jenes Feld, das zugleich durch den Hirnindex und durch den bei Augenöffnen realisierten Gliedmassenzustand definiert ist. *Felis domestica* mit Augenöffnen zur Zeit, da Calcaneus, Talus und zwei Carpuselemente in Verknöcherung befindlich sind, besetzt mit TI = 19,5 das 4. Feld in der 2. Reihe. Schon ein oberflächlicher Blick auf die Übersicht, welche also Gestalt- und Cerebralisationsmerkmale der dokumentierten *Eutheria* berücksichtigt, zeigt eine Häufung der Vertreter, die bei MAB die Augen öffnen (3. Vertikalreihe). Es gehören zu ihnen ausser den Pongiden auch *Homo sapiens*. Weiter stellen wir fest, dass ausser den Primaten auch die übrigen hoch cerebralisierten *Eutheria* links in der Darstellung stehen: *Cetacea* und *Proboscidea* weisen relativ zur Gestaltentwicklung noch früheres Augenöffnen auf als die Primaten. Über Einzelheiten der Tabelle gibt ihr Begleittext mit Literaturangaben Aufschluss. Für eine Interpretation der Geschwindigkeitsänderungen bestehen zwei Möglichkeiten:

1. die Zuordnung des Augenöffnens zu noch wenig differenzierter Gestaltorganisation sei die ursprüngliche, spätes Augenöffnen habe sich erst im Verlaufe der *Eutheria*-Phylogenese ergeben infolge einer Verlangsamung der Hirn- gegenüber

TABELLE 10

Hirn-Entwicklungsgeschwindigkeit : Lage der Lidöffnung relativ zur Gestaltsituation

Total-index	Keine Tarsus-ossifikation	Calcaneus oder Talus ossifizierend	Calcaneus und Talus in Ossifikation	1-2 Carpus-elemente	5-6 Zentren fehlen im Tarsus und Carpus	Noch 3 Ossi-kationszentren fehlen	Tarsus und Carpus vollständig in Verknöcherung
— 10			*Tupaia glis* (9,86) *1* *Lepus europaeus* (10,4) *2*		*Cavia cobaya* 6,0 *3*	*Rattus* 5,5 *4* *Mesocri-cetus* 5,39 *5*	*Acomys cahirinus* *6* *Mus musc.* 3,85 *7* *Myotis myotis* 3,8 *8*
10-20		*Bradypus gri-seus* (11,5) *9*	*Dasypus novemcinctus* 11,7 *10* *Castor canadensis* (12,4) *11* *Galago senegalensis* (14,4) *12* *Perodictius potto* 16,9 *13*	*Felis domes-tica* 19,5 *14*	*Hippopotamus amphibius* 17 *15*		*Oryctolagus cuni-culus* 9,77 *16*
20-30			*Nasua rufa* 22,9 *17* *Callithrix jacchus* 21,4 *18*	*Canis familiaris* (26/27) *19*	*Sus scrofa* 22,7 *20*		
30-40		*Tremarctos ornatus?* *21*	*Bos taurus* (35,6) *22*				
40-50			*Semnopithecus* (T1?) *23*				
50-60			*Macaca ira* (T1?) *24*	*Macaca mulatta* 52,5 (4 Carpalia ossifiziert) *25*			
60-70			*Gorilla gorilla* 66,1 *26* *Pan troglodytes* 68,2 *27* *Cebus capucinus* 68,1 *28* *Pongo pygmaeus* 70,3 *29*	*Hylobates* (lar?) (keine Carpalia in Ossifika-tion) *30*			
> 100	*Cetacea* *31* *Elephas maximus* 150 *32* *Loxodonta africana* *33*						
> 200			*Homo sapiens* 214 *34*				

AUTORENHINWEISE UND BEMERKUNGEN ZU TAB. 10

Die folgende Numerierung bezieht sich auf die in den Feldern angebrachten Ziffern. Von den zwei zu einer Form gehörenden Angaben bezieht sich die erste auf den Ossifikationszustand der Extremitäten, die zweite auf den Zeitpunkt der Lidöffnung.

1. SPATZ (1967) Beleg für Malleusablösung; Einstufung nur dann richtig, wenn bei *Tupaia glis* eine mit andern Formen bei MAB übereinstimmende Gliedmassenossifikation vorliegt; SPRANKEL (1961).
2. PETRI (1935); HEDIGER (1948); MOHR (1954).
3. CURGY (1967); MARTIN (1963); GATZI (unv.).
4. CURGY (1967); ADDISON (1912).
5. CURGY (1967); MOHR (1954).
6. Aufhellungspräparat und Schnittserien von Neonaten; DIETERLEN (1963).
7. CURGY (1967); MOHR (1953).
8. JOLLER (i. Vorbereitung).
9. Platz unsicher wegen anderer Ossifikationsfolge; URSING (1932); BOEKER (1932).
10. Eigenes Stadium von 70 mm SST mit offenen Augen; Aufhellungspräparat der Extremitäten, Schnittserie mit Kieferregion.
11. SCHINZ (1965); SHADLE (1930).
12. Platz unsicher; bei einem Neonatus von 72 mm SST sind im Aufhellungspräparat 3 Tarsus-Elemente mit einem Verknöcherungszentrum festzustellen; das Augenöffnen geschieht n. BUTLER (1960) jedoch schon bei einem Feten von 54 mm SST.
13. Eigenes Stadium eines Neonaten von etwa 80 mm SST mit offnen Augen.
14. CURGY (1967).
15. Platz könnte auch etwas weiter links liegen, weil nicht feststeht, dass es sich um ein frühestes Stadium mit schon offenen Augen handelt; TOLDT (1919).
16. GATZI (1969); NACHTSHEIM (1935); ORR (1942).
17. TOLDT (1914): aus dem Röntgenogramm eines Neonaten mit offenen Augen geht mit Sicherheit hervor, dass alle Phalangenglieder primäre Ossifikationszentren aufweisen, Tarsuselemente ?; de BEAUX (1923).
18. PETRI (1935) und eigenes Stadium mit offenen Augen, Aufhellungspräparat und Schnittserie durch Ohrregion.
19. CURGY (1967); MENZEL i. SCHNEEBELI (1958).
20. CURGY (1967); HESS (1921).
21. Platz nicht gesichert, nach Röntgenbild i. DATHE (1968) scheint der Tarsus ein ossifiziertes Element zu enthalten.
22. CURGY (1967); ADDISON (1921).
23. RICKENMANN (1957).
24. Aufhellungspräparat der Gliedmassen eines Feten von 105 mm SST mit offenen Augen.
25. Van WAGENEN (1964); HINES (1940): slitlike opening in the middle third of the lids, vollständige Offnung mit 140 ET. Nun bilden sich in eben diesem Zeitabschnitt eine Reihe neuer Ossifikationszentren. Ich gliedere in vorliegender Tabelle *Macaca mulatta* für ein Augenöffnen bei 135 ET ein.
26. DENIKER (1886); BOLK (1926) erwähnt für *Gorilla* 170 mm SST die Lidspalte.
27. SCHULTZ (1940). Nach Tafel 1 i. SCHULTZ scheint beim Fetus von 126 ET und 70 mm Rumpfhöhe beginnende Lidöffnung vorhanden. BOLK (1926) erwähnt die Lidspalte für einen Feten von 185 mm.
28. Aufhellungspräparat eines Neonaten von 250 g Gewicht mit offenen Augen.
29. CURGY (1967); TRINCHESE (1870).
30. DENIKER (1886).
31. BURLET (1915); RIDEWOOD (1923); BROMAN i. PÜTTER (1910); KÜKENTHAL (1889).
32. TOLDT (1916).
33. EALES (1925, 1926, 1931).
34. CURGY (1967); ASK (1908).

Die Übersicht ist bei den zur Verfügung stehenden Daten nicht völlig exakt zu geben. Es fehlen vor allem Mittelwerte für das Augenöffnen. Für Säuger mit langer Ontogenesedauer ist die Eingliederung sicherer, weil hier die Ossifikationsprozesse sehr langsam ablaufen. Bei den Carpalia habe ich Pisiforme 1 und 2 als 1 Element betrachtet, mehrere Centralia als ein Ossifikationszentrum gerechnet.

der Gestaltentwicklung. Für diese Ansicht könnte sprechen, dass verlangsamte Hirndifferenzierung bei primitiv gebliebenen *Eutheria* anzutreffen ist, sowie der Umstand, dass innerhalb der Säuger rasche gegenüber verlangsamter Entwicklung eher ursprünglich zu sein scheint.

2. Es könnte das späte Augenöffnen, d.h. die relativ langsame Hirndifferenzierung die Ausgangssituation charakterisieren, früheres Augenöffnen wäre dann als Folge einer Geschwindigkeitsbeschleunigung aufzufassen. Für diese Anschauung dürfte vor allem der Umstand sprechen, dass bei *Homo sapiens*, ev. auch bei den *Cetacea*, Anzeichen für weitere Beschleunigung der Hirnentwicklung vorhanden sind (vergleiche Tab. 6 die Zeit, die *Homo sapiens* trotz seines viel höheren TI für die Differenzierung des Gehirns bis Lidöffnen mit den Primaten gemeinsam hat).

III Aussagen zur Evolutionsgeschwindigkeit

Ontogenetische Geschwindigkeitsverhältnisse müssen insofern Aussagen zur Evolutionsgeschwindigkeit erlauben, als Stammesgeschichte sich in einer ununterbrochenen Folge von allmählich sich verändernden Ontogenesen ereignet. Übereinstimmende Evolutionspotenzen vorausgesetzt, wird das Ausmass von Veränderungen während einer bestimmten stammesgeschichtlichen Periode umso grösser sein, je mehr Ontogenesen an einer Reihe beteiligt sind, das heisst, je rascher die Generationen sich ablösen, je rascher die individuelle Entwicklungsgeschwindigkeit ist. Vom modifizierenden Einfluss der Umwelt muss ich in bewusster Abstraktion absehen, obwohl ich damit eine Vereinfachung des Problems in Kauf nehme.

1. *Zur mutmasslichen Anfangsgeschwindigkeit*

Die Geschwindigkeit einer neuen Säugergruppe muss so beschaffen sein, dass die zur Arterhaltung erforderliche rasche Generationenfolge garantiert wird. Es sind für die stammesgeschichtliche Startperiode rasche Entwicklungsgeschwindigkeiten günstiger als langsame.

Beispiele für Formen, die möglicherweise Säuger-Anfangsgeschwindigkeiten beibehalten haben, dürften sein *Dasyurus quoll*, der sich in 12 ET zum extrauterin lebensfähigen Beutler entwickelt u. der die Zitze der Mutter durch eigene Kraft erreicht, *Didelphis virginiana* mit Geburt nach 12¾ ET und sich wie *Dasyurus quoll* verhaltend, *Mesocricetus auratus*, die sich mit übereinstimmender Geschwindigkeit (Müller, 1969 *a*) in 16 ET zu einem bereits fortgeschritteneren Neonaten der Organisation Eu-NH differenziert. Es weisen diese drei Säuger für

Cerebralisationsstufe TI < 10 die rascheste bis heute bekannte praenatale Entwicklungsgeschwindigkeit auf.

Im Falle von *Didelphis virginiana* und der übrigen primitiven Beutler stellen sich gegenüber den *Eutheria* folgende Unterschiede dar. Während *Mesocricetus* die rasche praenatale Entwicklungsgeschwindigkeit auch nach Geburt beibehält, zeigen schon die primitiven *Marsupialia* die S.588 erwähnten postnatalen Dehnungen. Durch sie werden die Generationenfolgen stark vermindert. *Didelphis virginiana* bringt zwar pro Wurf etwa 8 Junge zur Aufzucht. Die intensive Brutpflege und die langsame nachgeburtliche Entwicklung erlauben jedoch nicht mehr als zwei Würfe pro Jahr. Die neue Generation wird nach etwa 12 Monaten fortpflanzungsreif. Bei den Macropodiden mit einem einzigen Jungen pro Geburt kommt die Gruppe schon an sich in einen evolutionskritischen Bereich. Die Geschlechtsreife wird in mittleren Klimagebieten und bei guten Nahrungsbedingungen erst nach 2—3 Jahren erreicht. *Mesocricetus auratus* hingegen wirft 3 bis 4 mal pro Jahr, die durchschnittliche Wurfgrösse beträgt 7 Junge, die Geschlechtsreife tritt mit 2 Monaten ein. *Mus musculus* bekommt pro Jahr 3 bis 5 mal je 6 und mehr Junge, die nach 1—2 Monaten geschlechtsreif sind.

2. *Zur Frage nach Evolutionsstillständen*

Es mag vermessen oder unvorsichtig erscheinen, von Stillständen in der stammesgeschichtlichen Entwicklung zu sprechen. Dies vorab, wenn es sich wie im Falle der *Mammalia* um eine zoologische Gruppe handelt, die sich in Zahl und Mannigfaltigkeit der rezenten Formen besonders auszeichnet. Die phylogenetischen Prozesse scheinen einerseits noch immer in Fluss und sind anderseits so komplex, dass sicher für eine Beurteilung der Phänomene grösste Zurückhaltung geboten ist. Nun haben wir es bei den Ontogenesetypen innerhalb der Säuger aber nicht mit Einzelfakten, sondern mit Ganzheiten zu tun, für welche wir bestimmte Gesetzmässigkeiten des Werdens kennen und für deren stammesgeschichtliche Stufung also Kriterien vorliegen. Wenn für alle *Mammalia* ein übereinstimmender Evolutionstrend angenommen wird und dann festgestellt werden kann, dass eine Form zum Beispiel auf der Stufe des extremen Nesthockers sich befindet, statt wie andere zu jener des Nestflüchters sich fortentwickelt zu haben, so liegt die Vermutung nahe, es könnte hier eine Blockierung phylogenetischer Prozesse vorliegen.

a. *Dehnungsformen und Evolutionsblock*

Der Beibehaltung eines primitiven O-Typus begegnen wir bei den *Monotremata*, *Marsupialia*, bei Vertretern der *Insectivora* und der *Rodentia*. Die zeitliche Situation, welche an sich eine Steigerung der Hirnmasse erlauben könnte, aber nicht dafür ausgenützt wird, bringt die schon erwähnte Verlangsamung der Evolutionsgeschwindigkeit durch Verminderung der Generationenfolge. Kritisch

wird die Lage vor allem bei jenen Säugern, welche ausser der Dehnung auch eine Reduktion der Wurfgrösse realisiert haben. (S.67). Wir kommen im 4. Teil auf weitere Beispiele zu sprechen.

b. *Fehlen der Tragzeitverlängerung*

Das Verharren auf einer primitiven Stufe des O-Typus kommt ausser bei den Dehnungsformen auch dort vor, wo eine stammesgeschichtliche Tragzeitverlängerung fehlt. Obwohl bei den betroffenen Formen rasche Entwicklungsgeschwindigkeit vorliegt, kann wegen dieses Mangels eine Weiterentwicklung des O-Typus nicht stattfinden. Es gehören zu ihnen *Didelphis virginiana* als extremer und *Mesocricetus auratus* als Eu-NH-Nesthocker, welche im Falle von *Didelphis* keine, in jenem von *Mesocricetus auratus* lediglich eine geringe Tragzeitverlängerung (von 13¼ auf 16 ET) durchlaufen haben. Allgemein gesprochen gehören zu den auf diese Weise in ihrem Fortschreiten zu höherem O-Typus blockierten *Eutheria*-Nesthocker und primitive Eu-Nestflüchter, die ursprüngliche Entwicklungsgeschwindigkeit aufweisen, ausser *Mesocricetus auratus* auch *Mus musculus*, *Rattus norvegicus*, *Clethrionomys glareolus*, *Oryzomys palustris* u.a.

Zusammenfassung

1. Innerhalb der primitiven *Eutheria* wird beim Fortschreiten vom Nesthocker zum primitiven Eu-Nestflüchter der Zeitplan für die Gestaltentwicklung nicht verändert. Der Übergang vom einen zum andern O-Typus ist im einfachsten Fall (Augenöffnen bei vollendeter Ossifikation) die Folge eines verlängerten intrauterinen Aufenthaltes: *Acomys*-Typus.

Die Zeitdauer bis Lidverschluss gibt Hinweise zur Evolution der *Eutheria* aus *Proto-Eutheria* und *Reptilia*.

2. Ein veränderter Zeitplan für die Gestaltentwicklung findet sich bei höher cerebralisierten *Eutheria*, die in der Regel dem Nestflüchter-Typus zugehören. Die einzelnen Entwicklungsabschnitte (ausgenommen die Implantationsphase) erscheinen gegenüber jenen der primitiven Formen mit einem Faktor erweitert, die Gestaltdifferenzierung dehnt sich auf längere Zeitabschnitte aus.

Zu diesen höher cerebralisierten *Eutheria* mit verändertem Zeitplan gehören auch die *Fissipedia*, obwohl die meisten von ihnen auf dem Status des Nesthockers verblieben sind. Der Abstand, der die gestaltlich schon hoch differenzierten Neonaten von der Nestflüchterreife noch trennt, ist relativ klein.

Der in der Praezedenzregel von PORTMANN festgestellte Tatbestand, nach welchem höhere Cerebralisation erst bei Nestflüchtern erreicht wird, ist vor allem

darauf zurückzuführen, dass erst bei ihnen die notwendigen langen intrauterinen Entwicklungszeiten für grössere Massenentfaltung des Gehirns vorhanden sind.

Auch die merkwürdige Aufeinanderfolge von verschiedenen Ontogenesetypen bei der Abstammung der Säuger aus Reptilvorfahren findet von diesen zeitlichen Aspekten her eine mögliche Erklärung.

3. Veränderte Zeitpläne von der Art der hochcerebralisierten *Eutheria* finden sich bereits schon bei primitiv gebliebenen Säugern, welche also die zeitlichen Voraussetzungen zur Realisation grössermassiger Gehirne gleichsam nicht ausnützen. Gestalt- und Hirnentwicklung sind bei ihnen verlangsamt. Die Evolutionschancen dieser Dehnungsformen erscheinen vermindert.

Die bei Dehnungsformen zu beobachtenden Heterochronien in der Gestaltdifferenzierung werden dargestellt.

Résumé de la IIIe partie

1. Parmi les *Eutheria* primitifs, la chronologie du développement somatique n'est pas modifiée par la progression du nidicole au nidifuge. Elle est due à la prolongation de la période intra-utérine.

2. Une chronologie modifiée du développement somatique s'observe chez des *Eutheria* à haute cérébralisation, qui appartiennent généralement au type nidifuge. Les périodes embryologiques (à l'exception de celle qui précède l'implantation) sont prolongées par rapport à celles des formes primitives. La différenciation somatique est ralentie. La plupart des *Fissipedia* hautement cérébralisés ont gardé l'état de nidicole. Les nouveau-nés à caractères somatiques avancés ouvrent les yeux relativement peu de temps après la naissance.

Selon la règle de précédence de Portmann, une cérébralisation supérieure n'apparaît que chez les nidifuges. Elle s'explique surtout par le fait que, chez eux, les durées de développement intra-utérin sont devenues assez longues pour une augmentation de la masse cérébrale.

La succession particulière de différents types d'ontogenèse dans la descendance des mammifères à partir des reptiles semble correspondre aux changements successifs de la durée de développement.

3. Des chronologies modifiées du type de celle des *Eutheria* hautement cérébralisés existent déjà chez des mammifères restés primitifs. Les développements somatique et cérébral se trouvent ralentis chez eux. Les chances d'évolution de ces formes paraissent diminuées. Quelques hétérochronies observables chez des formes à différenciation ralentie sont décrites.

Summary of part III

1. Among primitive *Eutheria*, the succession of events in the somatic development is not altered by evolution from the nidicolous to the primitive *Eutheria*-nidifuge type. In the simplest case *(Acomys cahirinus)* the passage from the one ontogenetical type to the other is a result of the longer intrauterine period.

2. A modified chronology of somatic development appears in the highly cerebralized *Eutheria*, which usually are of the nidifuge type. The different developmental phases (except that preceeding the implantation) are prolonged in comparison the those of the primitive forms. Somatic differentiation is spread over a longer period.

Most of the highly cerebralized *Fissipedia* have kept the nidicolous state. The interval which separates their already highly differentiated newborns from the maturity level of nidifuges is comparatively small.

The rule of precedence by Portmann means that a higher degree of cerebralization only takes place in nidifuges; this is due above all to the longer duration of intrauterine development, which is necessary for an increase of the brain mass. The particular succession of different ontogenetical types found in the mammalian lineage from the reptiles may also correspond to the modifications of the developing time.

3. Altered chronologies, as found in the highly cerebralized *Eutheria*, already exist in some primitive mammals. In these mammals, both brain and body development are delayed; their odds of further evolution seem reduced. Heterochronies observed in some of these delayed types are presented.

LITERATUR

Adams, L. E. 1903. *A contribution to our knowledge of the mole Talpa europaea*. Mem. Manch. Lit. Phil. Soc. 47: 1-39.

— 1909. *Some notes on the breeding habits of the common mole*. Mem. Proc. Manch. Lit. Phil. Soc. 54: 1-9.

Addison, W. et H. How. 1921. *The development of the eyelids of the Albino Rat until the completion of disjunction* Am. J. Anat. 29: 1-33.

Althaus, P. 1937. *Zur Ontogenie des Centetes-Gebisses*. Med. dent. Diss., Bern.

Altner, G. 1968. *Histologische und vergleichend-anatomische Untersuchungen zur Ontogenie und Phylogenie des Handskeletts von Tupaia glis (Diard 1820) und Microcebus murinus (J. F. Miller, 1777)*. Inaug. Diss., Giessen.

Anders, J. 1924. *Untersuchungen über das Auftreten und die weitere Entwicklung der embryonalen Hirnschädelknochen des Schweines*. Morph. Jb. 53: 259-303.

ANDREJEVA, E, G. 1937. *Die Verknöcherung des Extremitätenskeletts der kirgisischen Fettsteiss-Schafembryonen.* C. R. Acad. Sci. URSS 16: 183-87.

— 1940*a*. *Ossification of the embryonic skeleton in some breeds of finewooled sheep (Merino and Precoce).* C. R. Acad. Sci. URSS 27: 409-11.

— 1940*b*. *Skeleton of structure in new-born Astrakhan Lambs in relation to supply of food to their mothers.* C. R. Acad. Sci. URSS 27: 746-49.

ARNOLD, E. 1928. *Das Primordialcranium eines Pferdeembryos von 3,6 cm SSL.* Gegenb. Morph. Jb. 60: 1-60.

ASDELL, S. A. 1964. *Patterns of Mammalian reproduction.* 2. ed. Cornell Univ. Press. New York.

ASK, F. 1908. *Über die Entwicklung der Lidränder, der Tränenkarunkel und der Nickhaut beim Menschen.* Anat. H. 36: 191-279.

AUGIER, M. 1935. *Recherches sur le développement du crâne osseux et cartilagineux chez le fœtus de Sus scrofa dom.* Arch. Anat. Hist. Embr. Strsb. 19: 89-133.

BEAUX, O. de. 1923. *Studien über neugeborene Säugetiere (äussere Form).* Zool. Jb. Abt. Syst. 47:331-78.

BELLMER, E. H. 1963. *The time of embryonic fusion of the malleus and incus of the guinea pig.* Am. Midl. Nat. 69: 426-34.

BOEKER, H. 1932. *Beobachtungen und Untersuchungen an Säugetieren während einer biologisch-anatomischen Forschungsreise nach Brasilien.* Morph. Jb. 70: 1-66.

BOGOLYUBSKY, S. N. 1940. *On the relative development of exterior characters in the sheep during the prenatal period.* C. R. Acad. Sci. URSS 27: 876-78.

BOLK, L. 1926. *Vergleichende Untersuchungen an einem Fetus eines Gorillas und eines Schimpansen.* Z. Anat. Entw. g. 81: 1-89.

BOYER, C. 1948. *Development of the golden hamster Cricetus auratus, with special reference to the major circulatory channels.* J. Morph. 82: 1-38.

— 1953. *Chronology of development for the golden Hamster.* J. Morph. 92: 1-39.

BURLET, H. M. de. 1915. *Zur Entwicklungsgeschichte des Walschädels. III. Das Primordialkranium eines Embryo von Balaenoptera rostrata (105 mm).* Morph. Jb. 49: 119-78.

BUTLER, H. 1960. *Some notes on the breeding cycle of the Senegal-Galago.* Proc. zool. Soc. Lond. 135: 423-30.

CARLENS, O. 1927. *Beitrag zur Kenntnis der embryonalen Entwicklung des Extremitätenskeletts beim Pferd und Rind.* Morph. Jb. 58: 153-96, 368-430.

— 1928. *Beitrag zur Kenntnis der embryonalen Entwicklung des Beckenskeletts beim Pferd und Rind.* Morph. Jb. 60: 323-58.

COLBERT, E. H. 1965. *Die Evolution der Wirbeltiere.* Stuttgart.

CURGY, J. J. 1965. *Apparition et soudure des points d'ossification des membres dans la série des Mammifères.* Mem. Mus. nat. Hist. nat. Paris. A. Zool. 32: 173-307.

DATHE, H. 1966. *Einige Bemerkungen zur Zucht des Malaienbären Helarctos malayanus.* Zool. G. 32: 193-98.

DAVIES, J. 1951. *Nephric development in the sheep with reference to the problem of the ruminant pronephros.* J. Anat. 85: 6-11.

DENIKER, J. 1886. *Recherches anatomiques et embryologiques sur les singes anthropoïdes. Fœtus de Gorille et de Gibbon comparés aux anthropoïdes jeunes et adultes.* Thèse, Paris.

Dieterlen, F. 1963. *Vergleichende Untersuchungen zur Ontogenese der Stachelmaus (Acomys cahirinus) und Wanderratte (Rattus norvegicus). Beiträge zum Nesthocker-Nestflüchter-Problem bei Nagetieren.* Z. Säugetier k. 28: 193-227.

Drews, M. 1934. *Über Ossifikationsvorgänge am Katzen- und Hundeschädel.* Morph. Jb. 73: 185-237.

Dufaure, J. P. et J. Hubert. 1961. *Table de développement du lézard vivipare, Lacerta (Zootoca) vivipara Jacquin.* Arch. Anat. microsc. Morph. exp. 50: 309-27.

Eales, N. B. 1925. *External features, skin and temporal gland of a fœtal african elephant.* Proc. zool. Soc. Lond.: 445-56.

— 1926. *The anatomy of the head of a fœtal African elephant, Elephas africanus (Loxodonta africana).* Trans. R. S. Edb.: 491-551.

— 1928. *The anatomy of a fœtal African elephant, Elephas africanus (Loxodonta africana), the body muscles.* Trans. R. S. Ed. 4: 609-42.

Eibl-Eibesfeldt, I. 1950. *Beiträge zur Biologie der Haus- und der Aehrenmaus nebst einigen Beobachtungen an anderen Nagern* Z. Tierpsychol. 7: 558-87.

Eisenberg, J. and N. Muckenhirn. 1967. *The reproduction and rearing of tenrecoid insectivores in captivity.* Int. zool. Yearb. 8: 106-110.

Eisentraut, M. 1936. *Die Fortpflanzungsbiologie der Fledermäuse.* Z. Morph. Oekol. Tiere 31: 27-63.

Ewart, J. C. 1917. *Studies on the development of the horse. I. The development during the third week.* Trans. R. S. Ed. 51: 287-329.

Frick, H. und U. Heckmann. 1955. *Ein Beitrag zur Morphogenese des Kaninchenschädels.* Acta anat. 24: 268-314.

Gätzi, V. 1969. *Ossifikation der Extremitäten des Kaninchens (Oryctolagus cuniculus).* Rev. suisse Zool. 76: 383-86.

Gersh, I. 1937. *The correlation of structure and function in the developing mesonephros and metanephros.* Contr. embryol. 153: 35-58.

Godet, R. 1951. *Contribution à l'éthologie de la Taupe.* Bull. Soc. Zool. Fr. 76: 107-28.

Grange, W. B. 1932. *Observations on the snowshoe hare, Lepus americanus phaenotus Allen.* J. Mamm. 13: 1-19.

Graves, A. P. 1945. *Development of the golden hamster, Cricetus auratus Waterhouse, during the first nine days.* Am. J. Anat. 77: 219-51.

Gregory, P. W. 1930. *The early embryology of the rabbit.* Carn. Ibst. Wash. Publ. 125: 141-68.

Hall, V. E. and G. N. Pierce. 1934. *Litter size, birth weight and growth to weaning in the cat.* Anat. Rec. 60: 111.

Haltenorth, T. and H. Roth. 1968. *Short review of the biology and ecology of the red fox Canis vulpes (Linné 175.).* Säug. t. kd. Mittl. 16: 339-52.

Harman, M. and D. M. Prickett. 1931. *The development of the external form of the Guinea-pig (Cavia cobaya) between the ages of eleven days and twenty days of gestation.* Am. J. Anat. 49: 335-73.

— 1932. *The development of the external form of the Guinea-Pig (Cavia cobaya) between the ages of 21 days and 35 days of gestation.* J. Morph. 45: 493-515.

Herman, M. and O. B. Saffry. 1934. *The skeletal development of the anterior limb of the Guinea-Pig, Cavia cobaya Cuv. from the 25-day embryo to the 161-day postnatal Guinea-Pig.* Am. J. Anat. 54: 315-31.

Harris, H. A. 1937. *The foetal growth of the Sheep.* J. Anat. Lond. 71: 516-27.

Hediger, H. 1945. *Zur Biologie des Eichhörnchens (Sciurus vulgaris L.)* Rev. suisse Zool. 52: 361-70.

— 1954-1961. *Beobachtungen zur Tierpsychologie im Zoo.* Reinhardt, Basel.

Henneberg, B. 1937. *Normentafel zur Entwicklungsgeschichte der Wanderratte (Rattus norvegicus Erxleben).* Jena.

Herter, K. 1933. *Gefangenschaftsbeobachtungen an europ. Igeln.* Z. Säugetier k. 8: 195-218.

Hess, A. 1921. *Die Entwicklung des Lides beim Hausschwein.* Inaug. Diss., Zürich.

Heuser, C. H. and G. L. Streeter. 1929. *Early stages in the development of pig embryos from the period of initial cleavage to the time of the appearance of limb-buds.* Carn. Inst. Publ. 294: 1-30.

— 1941. *Development of the macaque embryo.* Contr. Embryol. 29: 15-55.

Hill, J. P. and W. C. O. Hill. 1955. *The growth stages of the pouch young of the native cat (Dasyurus viverrinus) together with observations on the anatomy of the newborn young.* Trans. zool. S. Lond. 28: 349-453.

Hines, M. and E. P. Boynton. 1940. *The maturation of " excitability " in the precentral gyrus of the young Monkey (Macaca mulatta)* Contr. embryol. 28: 313-451.

Hubert, J., J. P. Dufaure, J. P. Collin. 1966. *Matériaux pour une table de développement de Vipera aspis. I. La période d'organogenèse.* Bull. Soc. zool. Fr. 91: 779-88.

Hubert, J. et J. P. Dufaure. 1968. *Table de développement de la Vipère aspic : Vipera aspis L.* Bull. Soc. zool. Fr. 93: 135-48.

Johnson, M. L. 1933. *The time and order of appearance of ossification centers in the albino mouse.* Am. J. Anat. 52: 241-71.

Kanan, C. V. 1959. *A study of the development of the auditory capsule of the chondrocranium of Ovis (orientalis Gmelin).* Acta Morph. Neerl. Scand. 2A: 353-64.

Kaufmann, J. H. 1962. *Ecology and social behavior of the Coati, Nasua narica on Barro Colorado Island, Panama.* Univ. Calif. Publ. Zool. 60: 95-222.

Keil, R. 1906. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Auges vom Schwein, mit besonderer Berücksichtigung des Verhaltens der fetalen Augenspalte.* Anat. H. 32: 1-87.

Kindahl, M. 1942. *Einige Mitteilungen über die Entwicklung der Hand und des Fusses bei Talpa europaea L.* Z. mikrosk.-anat. Forsch. 52: 267-73.

König, C. 1968. *Europäische Vögel.* Zürich.

Krölling, O. 1924. *Die Form- und Organentwicklung des Hausrindes (Bos taurus L.) im ersten Embryonalmonat.* Z. Anat. Entw. gs. 72: 1-54.

— 1942. *Zur Frühentwicklung der Extremitäten beim Pferd.* Z. Anat. Entw. gs. 111: 490-507.

Kükenthal, W. 1889. *Vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Waltieren.* Denkschr. med-nat. w. Ges. Jena III. 1 und 2. Abt.

Kundzins, L. 1935. *Über die Vorderextremität eines 12 mm langen Pferdeembryos nebst einem Bericht über das Coracoid dreier Beuteljungen von Antechinomys laniger.* Morph. Jb. 76: 504-15.

Küpfer, M. und H. R. Schinz. 1923. *Beiträge zur Kenntnis der Skelettbildung bei domestizierten Säugetieren auf Grund röntgenologischer Untersuchungen.* Denkschr. schweiz. Nat. Ges. 59: 1-133.

KÜPFER, M. 1931. *Beiträge zum Modus der Ossificationsvorgänge in der Anlage des Extremitätenskeletts bei den Equiden.* Denkschr. schweiz. Ges. 67: 1-352.

LESBRE, F. X. 1897. *Contribution à l'étude de l'ossification du squelette des mammifères domestiques.* Ann. Soc. agric. Lyon 5: 1-106.

LIMBERGER, R. 1925. *Beitrag zur Darstellung des Knorpelschädels vom Pferd.* Morph. Jb. 55: 240-69.

LINDEMANN, W. 1955. *Über die Jugendentwicklung beim Luchs (Lynx L. Lynx Kerr) und bei der Wildkatze (Felis S. Silvestris Schreb).* Behaviour 8: 1-45.

MANGOLD-WIRZ, K. 1966. *Cerebralisation und Ontogenesemodus bei Eutherien.* Acta anat. 63: 449-508.

MARTIN, R. 1963. *Entwicklungszeiten des Zentralnervensystems von Nagern mit Nesthocker und Nestflüchterontogenese (Cavia cobaya Schreb und Rattus norvegicus Erxleben).* Rev. suisse Zool. 69: 617-727.

MC CLAIN, J. 1939. *The development of the auditory ossicles of the Opossum (Didelphis virginiana).* J. Morph. 64: 211-66.

MC CRADY, E. 1938. *The Embryology of the Opossum.* Am. Anat. Mem. Nr. 16: 1-126.

MICHL, E. 1920. *Beitrag zur Entwicklungsgeschichte von Bos taurus L.* Anat. Anz. 53: 193-215.

MINOT, C. S. und E. TAYLOR. 1905. *Normentafeln zur Entwicklung der Wirbeltiere. Kaninchen.* Fischer, Jena 5: 1-98.

MOHR, E. 1932. *Haltung und Aufzucht des Abendseglers (Nyctalus noctula Schreb.).* D. Zool. G. (NF) 5: 106-20.

— 1954. *Die freilebenden Nagetiere Deutschlands.* Jena.

MORRIS, B. 1961. *Some observations on the breeding season of Hedgehog and the handling and rearing of the young.* Proc. zool. Soc. Lond. 136: 201-206.

MUGGIA, G. 1931. *Der Knorpelschädel eines Pferdeembryos.* Z. Anat. Entw. gesch. 95: 297-325.

MÜLLER, F. 1969*a*. *Zur frühen Evolution der Säuger-Ontogenesetypen Versuch einer Rekonstruktion aufgrund der Ontogenese-Verhältnisse bei den Marsupialia.* Acta anat. 74: 297-404.

— 1969*b*. *Verhältnis von Körperentwicklung und Cerebralisation in Ontogenese und Phylogenese der Säuger. Versuch einer Übersicht des Problems.* Vern. Natf. Ges. Basel 80: 1-31.

— 1971. *Comparative Embryological Investigation Based on a Balaenoptera physalus of 90 mm in length.* Invest. on Cetacea (i. Druck).

MÜNTER, H. 1914. *Beschreibung der äusseren Körperform von Embryonen der Species Centetes ecaudatus nebst einem Beitrag der Igelstachelentwicklung.* Reise i. Ostafr. VOELTZKOW 4: 417-35.

NACHTSHEIM, H. 1935. *Das Leporidenproblem* Z. Zücht. B. 33: 293-430.

NAPIER, J. R. and P. H. NAPIER. 1967. A *Handbook of Living Primates. Morphology, Ecology and Behaviour of nonhuman Primates.* Academic Press. London, New York.

NAUCK, E. T. 1928. *Die Bildung der primären Mundhöhlenseitenwand.* Morph. Jb. 59: 1-40.

NESSLINGER, C. L. 1956. *Ossification centers and skeletal development in the postnatal Virginia Opossum.* J. Mamm. 37: 382-94.

NEUKOMM, A. 1934. *Développement fœtal du neurocrane chez le porc (Sus scrofa domesticus L.).* Arch. Anat. Hist. Embr. Strasb. 17: 49-72.

ORR, R. T. 1942. *Observations on the growth of young brush rabbits.* J. Mamm. 23: 298-302.

OTIS, E. M. and R. BRENT. 1954. *Equivalent ages in mouse and human embryos.* Anat. Rec. 120: 33-64.

PARKER, W. K. 1885. *On the structure and development of the skull in the Mammalia. Part III. Insectivora.* Phil. Trans. 176: 121-275.

PATTEN, B. M. 1948. *Embryology of the pig.* Philadelphia.

PETERSEN, G. 1922. *Untersuchungen über das Fusskelett des Rindes.* Morph. Jb. 51: 291-337.

PETRI, C. 1935. *Die Skelettentwicklung beim Meerschwein, zugleich ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Skelettentwicklung der Säuger.* V. j. schr. schweiz. naturf. Ges. 80: 157-240.

PETTER, G. 1962. *Les rapports de la mandibule et de la chaîne des osselets chez le nouveau-né de Poecilictis libyca (carnivores, mustelidés).* Mammalia 26: 506-11.

PETTER-ROUSSEAUX, A. 1962. *Recherches sur la biologie de la reproduction des primates inférieurs.* Thèse. Paris.

POHLMANN, E. H. 1910. *Die embryonale Metamorphose der Physiognomie und der Mundhöhle des Katzenkopfes.* Morph. Jb. 41: 615-80.

POLITZER, G. 1934. *Über die Entwicklung des Dammes bei den Säugetieren.* Z. Anat. Entw. gesch. 102: 609-709.

PORTMANN, A. 1935. *Die Ontogenese der Vögel als Evolutionsproblem.* Acta biotheor. 1A: 59-90.

— 1959. *Die Entwicklungsperiode vom 11. bis 14. Bruttag und die Verkürzung der Brutzeit bei Vögeln.* Natforsch. Ges. Zch. 104.

— 1965. *Über die Evolution der Tragzeit bei Säugetieren.* Rev. suisse Zool. 72: 658-66.

PÜTTER, E. 1901. *Das Auge der Wassersäugetiere.* Inaug. Diss., Breslau.

RAHM, U. 1969. *Zur Fortpflanzungsbiologie von Tachyoryctes ruandae (Rodentia, Rhizomyidae).* Rev. suisse Zool. 76: 695-702.

RIDEWOOD, W. G. 1923. *Observations on the skull in fœtal specimens of Whales of the genera Megaptera and Balaenoptera.* Phil. Trans. R. Sci. Lond. B. 211: 209-72.

RUCH, W. 1967. *Die Implantationszeit und deren Beeinflussung durch die Laktation bei Acomys cahirinus dimidiatus.* Rev. suisse Zool. 74: 566-69.

— 1969. *Die Reifung des hypothalamo-neurohypophysären Systems bei Nesthockern und Nestflüchtern.* Rev. suisse Zool. 76: 520-63.

SAARNI, I. 1921. *Die intrauterine Entwicklung der Extremitätenknochen des Pferdes.* Diss., Giessen.

SAKURAI, T. 1906. *Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Rehes (Cervus capreolus).* Jena.

SCHAEFFER, H. 1932. *Ossifikationsvorgänge im Gliedmassenskelett der Hauskatze.* Gegenb. Morph. Jb. 70: 548-600.

— 1934. *Die Ossifikation im Gliedmassenskelett des Hundes.* Gegenb. Morph. Jb. 74: 472-514.

SCHINZ, H. R. 1937. *Ossifikationsstudien beim neugeborenen Schwein und beim neugeborenen Tapir.* Viert. j. schr. naturf. Ges. Zürich 82: 21-44.

— 1965. *Drei weitere Beispiele für Nestflüchter und Nesthocker.* Fortschr. Röntg. str. Nukl. med. 102: 212-13.

SCHLIEMANN, H. 1966. *Cranium von Canis lupus.* Morph. Jb. 109: 502-600.

SCHNEEBELI, S. 1958. *Zur Anatomie des Hundes im Welpenalter. 2. Beitrag. Form und Grössenverhältnisse innerer Organe.* Diss., Zürich.

Schorr, G. 1908. *Zur Entwicklungsgeschichte des sekundären Gaumens bei einigen Säugetieren und beim Menschen.* Anat. H. 36: 69-106.

Schultz, A. H. 1937. *Fetal growth and development of the Rhesus Monkey.* Contr. Embryol. 155: 71-98.

— 1940. *Growth and development of the Chimpanzee.* Contr. Embryol. 518,28: 1-63.

— 1941. *Growth and development of the Orang-Utan.* Contr. Embryol. 29: 57-110.

Schumacher, G.-H. 1963. *Zur Morphogenese des Osteocraniums der Lariden (Untersuchungen an Larus ridibundus L. nach Aufhellungspräparaten).* Wiss. Z. Univ. Rostock Math.-nat. R. 12: 757-97.

— 1965. *Zur Osteogenese des Knochensystems und zum Wachstum des Schädels und Extremitätenskeletts beim Hühnchen (Gallus domesticus).* Anat. Anz. Erg. h. 115: 401-20.

— 1967. *Zur vergleichenden Osteogenese von Gallus domesticus L, Larus ridibundus L. und Larus canus L. 1. Ze'tl'ches Erscheinen der Ossifikationen bei Gallus domesticus L.* :359-73. 2. *Zeitliches Erscheinen der Ossifikationen bei Larus ridibundus L. und Larus canus*: 620-35. Morph. Jb. 110.

Scott, J. H. 1951. *The development of joints concerned with early jaw movements in the sheep.* J. Anat. Lond. 85: 36-43.

Scott, J. P. 1937. *The embryology of the Guinea-Pig.* Am J. Anat. 60: 397-432.

Seidel, F. 1960. *Die Entwicklungsfähigkeiten isolierter Furchungszellen aus dem Ei des Kaninchens.* W. Roux'Arch. Entwickl. -Mech. 152: 43-130.

Shadle, A. 1930. *An unusual case of parturition in a Beaver.* J. Mamm. 11: 483-85.

Snow, D. W. 1958. *The breeding of the blackbird Turdus merula, at Oxford.* Bird Study 100: 1-30

Sörensen, E. 1934. *Die Entwicklung des Sinus maxillaris des Pferdes (Equus caballus).* Z. Anat. 102.

Spatz, W. B. 1964. *Beitrag zur Kenntnis der Ontogenese des Cranium von Tupaia glis DIARD 1820.* Morph. Jb. 106: 321-416.

— 1967. *Die Ontogenese der Cartilago Meckeli und der Symphysis mandibularis bei Tupaia glis (DIARD 1820). Die distale Verknöcherung des Meckelschen Knorpels als funktionelle Anpassung an den Saugakt.* Folia primatol. 6: 180-203.

Sprankei, H. 1959. *Fortpflanzung von Tupaia glis DIARD 1820 (Tupaiidae, Prosimiae) in Gefangenschaft.* D. Natur. 46: 338.

— 1961. *Über Verhaltensweisen und Zucht von Tupaia glis DIARD 1820 in Gefangenschaft.* Z. wiss. Zool. 165: 186-220.

Stadelmann, F. 1916. *Die sogenannten Gaumenfortsätze und die Umlagerung des Gaumens. Kritische Studien an Embryonen des Schafes (Ovis aries) und des Schweines (Sus domestica) und an einem Hunde-Embryo mit Lippenkiefergaumenspalte.* Morph. Jb. 50: 115-65.

Stark, D. 1956. *Über den Reifegrad neugeborener Ursiden im Vergleich mit andern Carnivoren.* Säugetierk Mitt. 4: 21-27.

Stein, G. H. W. 1950. *Zur Biologie des Maulwurfs Talpa europaea L.* Bonn. zool. Beitr. 1: 97-115.

Stöckli, A. 1922. *Beobachtungen über die Entwicklungsvorgänge am Rumpfskelett des Schweines. Zugleich ein Beitrag zur Wertung und Technik von Aufhellungspräparaten mit Stückfärbung.* Morph. Jb. 52: 153-95.

Storm, G. L. 1966. *Notes on newborn and full-term wild red foxes.* J. Mamm. 47: 116-18.

STURM, H. 1936. *Die Entwicklung des praecerebralen Nasenskelettes beim Schwein (Sus scrofa domestica) und beim Rind (Bos taurus)*. Z. wiss. Zool. 149: 161-220.

SURBER, H. 1922. *Über das Auftreten und die weitere Ausgestaltung der Verknöcherungspunkte im embryonalen Gliedmassenskelett des Schweines*. Inaug. Diss., Zürich.

SUSCHKINA-POPOWA, N. 1915. *Die Ontogenese des Extremitätenskelets von Sus und Bos (nebst einigen paläontologischen Betrachtungen)*. Bull. Soc. Nat. Moscou 28: 209-78.

TERRY, R. J. 1917. *The primordial cranium of the cat*. J. Morph. 29: 281-433.

TOLDT, K. 1913. *Über die äussere Körpergestalt eines Fetus von Elephas maximus L.* Denkschr. kais. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. K1. 90: 259-300.

— 1914. *Über den Wert der äusserlichen Untersuchung fortgeschrittener Entwicklungsstadien von Säugetieren*. Verh. zool. bot. Ges. Wien 64: 1-35, 176-209.

— 1915. *Ausserliche Untersuchung eines neugeborenen Hippopotamus amphibius L. mit besonderer Berücksichtigung des Integuments und Bemerkungen über die fetalen Formen der Zehenspitzenbekleidung bei Säugetieren*. Denkschr. kais. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. K1. 92: 643-707.

TRINCHESE, S. 1870. *Descrizione di un feto di Orang-Utan*. Ann. Mus. civ. Stor. nat. Genova 1: 9-46.

TYRVAINEN, H. 1969. *The breeding biology of the Red-wing (Turdus iliacus L.)*. Ann. zool. Fenn. 6: 1-46.

URSING, R. 1932. *Über Entwicklung und Bau des Hand-und Fuss-Skeletts bei Bradypus tridactylus*. Acta Univ. Lund 28: 1-108.

VOELTZKOW, A. 1902. *Biologie und Entwicklung der äusseren Körperform von Crocodylus madagascariensis*. Abh. Sencken b. natf. Ges. 26: 163-178.

WACHNITZ, L. 1937. *Vorübergehender epithelialer Nasenverschluss bei Säugerembryonen*. Acta biol. Latv. 9: 25-68.

WAGENEN, G. van and C. W. ASLING. 1964. *Ossification in the fetal Monkey (Macaca mulatta). Estimation of age and progress of gestation by roentgenography*. Am. J. Anat. 114: 107-32.

WATERMAN, A. J. 1943. *Studies of normal development of the New Zealand white strain of Rabbit. 1 Oogenesis, 2 external morphology of the embryo*. Am. J. Anat. Phil.: 473-515.

WESSEL, M. 1967. *Untersuchungen zum Genitalzyklus der Hausmaus Mus musculus Linné 1758 und Entwurf einer Normentafel der Embryonalentwicklung*. Zool. Jb. Anat. 84: 375-424.

WINDLE, W. F. and A. M. GRIFFIN. 1931. *Observations on embryonic and fetal movements of the Cat*. J. comp. Neurol. 52: 149-88.

WIRZ, K. 1950. *Zur quantitativen Bestimmung der Randordnung bei Säugetieren*. Diss. Acta anat. 9: 134-96.

WITSCHI, E. 1962. *Growth including reproduction and morphological development. VII. Prenatal vertebrate development*. Fed. Am. Soc. exp. Biol. Wash.

YNTEMA, C. L. 1968. *A series of stages in the embryo ic development of Chelydra serpentina*. J. Morph. 125: 219-52.

ZUCKERMAN, S. 1952. *The breeding seasons of mammals in captivity*. Proc. zool. Soc. Lond. 122: 827-950.